

TARTU RIIKLIKU ÜLIKOOLI TOIMETISED
УЧЕННЫЕ ЗАПИСКИ
ТАРТУСКОГО ГОСУДАРСТВЕННОГО УНИВЕРСИТЕТА

ALUSTATUD 1893. a.

VIINIK 185

ВЫПУСК

ОСНОВАНЫ в 1893 г.

ТРУДЫ ПО ФИЗИОЛОГИИ И БИОХИМИИ
РАСТЕНИЙ

II

ДОКЛАДЫ II РЕСПУБЛИКАНСКОЙ
КОНФЕРЕНЦИИ ПО ФИЗИОЛОГИИ И
ГЕНЕТИКЕ РАСТЕНИЙ



TARTU 1966

**ТРУДЫ ПО ФИЗИОЛОГИИ И БИОХИМИИ
РАСТЕНИЙ**

II

**ДОКЛАДЫ II РЕСПУБЛИКАНСКОЙ
КОНФЕРЕНЦИИ ПО ФИЗИОЛОГИИ И
ГЕНЕТИКЕ РАСТЕНИЙ**

Редакционная коллегия:

Ю. Павел, А. Перк (ответственный редактор), О. Прилини

ПОСВЯЩАЕТСЯ
100-ЛЕТИЮ СО ДНЯ ОСНОВАНИЯ
КАФЕДРЫ ФИЗИОЛОГИИ РАСТЕНИЙ
В ТАРТУСКОМ УНИВЕРСИТЕТЕ

I. ПЕРИОД ПОКОЯ И УСТОЙЧИВОСТЬ РАСТЕНИЙ

ЗНАЧЕНИЕ СОСТОЯНИЯ ПОКОЯ ДЛЯ РОСТА И МОРОЗОУСТОЙЧИВОСТИ РАСТЕНИЙ

П. А. Генкель, Е. З. Окнина

Институт физиологии растений им. К. А. Тимирязева АН СССР

Изучение вопроса покоя плодовых растений и их морозоустойчивости имеет большое значение для развития садоводства, которое в нашем народном хозяйстве играет огромную роль.

В настоящее время одной из основных причин, затрудняющих развитие плодового садоводства, являются зимние повреждения, которые наносят огромный ущерб садам, снижают их долговечность и продуктивность.

Для успешной борьбы с гибелью растений в зимнее время необходимы более глубокие знания взаимоотношений между растительными организмами и внешней средой в холодное время года и приспособительных реакций растений к окружающим суровым условиям зимы.

Развивая учение о морозоустойчивости, И. И. Туманов (1935, 1938, 1940, 1960) создал теорию, согласно которой морозостойкость растений развивается в течение осени и в начале зимы. Этот процесс назван закаливанием и состоит из двух фаз. Первая фаза закаливания протекает с момента прекращения роста и до листопада и характеризуется накоплением в тканях растений углеводов (сахаров и крахмала). Вторая фаза протекает осенью, после первой фазы, при отрицательной температуре от -2 до -5°C . В это время растение приобретает полную морозоустойчивость, присущую его виду. В последних работах И. И. Туманова (1960), И. И. Туманова и О. А. Красазцева (1959), а также японского ученого Сакаи (1960, 1961) была показана способность закаленных растений выносить сверхнизкие температуры.

В процессе закаливания происходят глубокие изменения свойств протоплазмы: снижение проницаемости, повышение вязкости, гидрофобности коллоидов протоплазмы, изменение в соотношении форм воды, обезвоживание, снижение интенсивности физиологических процессов.

Процесс приспособления растений к суровым осенне-зимним условиям бесспорно тесно связан с внешними факторами и обуславливается ими. Но в то же время растение в процессе эволюции выработало определенную систему реакций, которая приводит его к перерыву роста. Большинство растений, будучи перенесены зимой в благоприятные для роста условия, часто остаются какое-то время в состоянии покоя. Из этих фактов можно сделать вывод, что состояние покоя входит в нормальный цикл развития ряда растений и оно может быть сильно сокращено, но полностью снять его не удастся. Подтверждением необходимости состояния покоя в цикле развития растений могут служить опыты Мальчевского (1946). Несмотря на благоприятные условия для роста сосна дала за год три годичных кольца, что указывает на закрепленность покоя в цикле развития растения, а также на влияние изменившихся внешних условий. Одновременно эти опыты указывают на то, что автономность процесса оказывается далеко не абсолютной, а является признаком, возникшим в процессе эволюции и изменяющимся под влиянием внешних условий в определенных пределах.

Внешне состояние покоя у растений проявляется в приостановке видимого роста, но в скрытой форме в период покоя протекают сложные физиологические процессы, подготавливающие растения к активной жизнедеятельности.

Для нормального роста растений совершенно необходимо прохождение периода покоя (для почек плодовых растений в осенне-зимний период, а для семян во время стратификации). Очевидно, в это время происходят весьма активные процессы предэмбрионального роста без осуществления деления клеток.

Прохождение этих процессов говорит об условности термина покой, который можно характеризовать как отсутствие видимого роста, т. е. отсутствие деления и растяжения клеток. Активное прохождение ряда процессов в состоянии покоя не говорит об интенсивности их, и по имеющимся данным интенсивность протекания этих процессов весьма мала и тем слабее, чем глубже состояние покоя и выше морозоустойчивость. Высокая морозоустойчивость несовместима не только с активным ростом, но и с высокой жизнедеятельностью. Эти скрытые физиологические процессы, проходящие в растениях в период покоя, были названы эмбрионными (П. А. Генкель и Е. З. Окнина, 1945, 1948). Эмбрионный процесс является сложным процессом, включающим глубокие физиолого-биохимические изменения: в это время происходит качественное изменение нуклеиновых кислот. В результате прохождения этих процессов происходит обновление растения после выхода из состояния покоя (П. А. Генкель, 1957, 1959; Г. Х. Молотковский, 1949). Изменение состояния ядер, пластид, содержания нуклеиновых

кислот приводит к обновлению протопласта, что обеспечивает интенсивную жизнедеятельность после выхода растения из состояния покоя (П. А. Генкель и Е. З. Окнина, 1948а; П. А. Генкель, 1957).

В клетках почек и семян плодовых растений во время прохождения состояния покоя наблюдается исчезновение ясных границ ядра, что связано со снижением или с изменением свойств ДНК; в это время реакция Фельгена в ядрах очень слабая или совсем отсутствует (Е. И. Барская, Е. З. Окнина, 1959). По гипотезе А. Н. Белозерского (1944), дезоксирибонуклеиновая кислота блокирует активные группы белка. Возникает предположение, не происходит ли в покое известная разблокировка активных групп белка, что и дает возможность клетке производить перестройку, ведущую к ее обновлению.

В меристематических тканях почек и в семенах происходят процессы скрытого роста, выражающиеся в накоплении в клетках ядер. При этом наблюдаются клетки, в которых содержатся по два или несколько ядер, или ядра со многими ядрышками.

На примере развития цветочной почки можно убедиться в правильности этого предположения. В марте и апреле с повышением температуры воздуха днем в цветочных почках плодовых растений протекает процесс образования многоядерных клеток и клеток, имеющих ядра со многими ядрышками. Раскрытие цветка из набухшей почки происходит в чрезвычайно быстрые сроки. Образующиеся при этом части цветка, такие как пыльники, пестики, лепестки, во много раз превышают объем почки. Такой интенсивный рост частей цветка за столь короткий срок в два-три дня, очевидно, связан с накоплением и изменением нуклеиновых кислот в состоянии покоя (рис. 1).

К определенному комплексу реакций растений, ведущих к прекращению роста и к переходу в состояние покоя, относятся также и сложные изменения в свойствах протоплазмы. Нами установлено, что поздно осенью при снижении температуры воздуха и уменьшении длины дня происходит перестройка белково-липидной части протоплазмы. На поверхности протоплазмы образуются слои, состоящие из липоидов и дубильных веществ. Этот процесс образования липоидов на поверхности протоплазмы протекает одновременно с обезвоживанием клеток. При этом снижается содержание воды в растении. Соотношение содержания связанной воды и свободной изменяется в сторону увеличения содержания связанной воды. Во время этих процессов протоплазматическая связь между клетками разобщается и плазмодесмы втягиваются внутрь протоплазмы. Протоплазма, теряя связь с оболочками, обособляется в той или иной степени от стенок клеток (рис. 2). В промежутке между протоплазмой и стенкой клетки образуются высокомолекулярные вещества, типа фосфатидов и жирных кислот.

Обособление протоплазмы можно установить визуально на живых или фиксированных препаратах, а также по плазмодесмам, наличие или отсутствие которых устанавливается соответствующим окрашиванием или с помощью фазово-контрастного микроскопа. Однако визуально далеко не всегда и не у всех объектов можно обнаружить процесс обособления протоплазмы, так как плазма не всегда отстает от стенок клеток, а только в случае сильного обезвоживания клеток.

Из косвенных методов обнаружения процесса обособления протоплазмы можно назвать следующие. В состоянии покоя время плазмолиза в гипертоническом растворе сахарозы всегда равно нулю, т. е. в состоянии обособления протоплазмы под влиянием плазмолитика наступает сразу же выпуклый плазмолиз. Поэтому в клетках, находящихся в состоянии покоя, нельзя определять вязкость плазмолитическим методом. Вторым косвенным доказательством процесса обособления протоплазмы является применимость плазмометрического метода для определения осмотического давления в клетках растений во время покоя. По данным О. А. Ситниковой (1950), метод неприменим к вегетирующим растениям из-за повреждения клеток во время плазмолиза и вполне применим к покоящимся растениям, имеющим обособленную протоплазму.

Другим путем доказательства наличия явления обособления протоплазмы является выделение протопластов из клеток. Для этого применяются различные методы: выделение протопластов из тканей, обработанных ферментами, выделенными из животных, бактерий и грибов, а также при разрезании клеток после обработки их раствором Вант-Гоффа. При последнем методе воздействия П. А. Генкель и Н. Д. Пронина (1963), выделяя протопласты, отметили резкое различие их у клеток покоящихся и вегетирующих растений. Если при разрезании клеток вегетирующего растения не удавалось выделить изолированные тонопласты, то из клеток покоящегося растения выделялись неповрежденные протопласты.

Баух и Овербек (1949) и Кокинг (1960, 1961), используя ферменты, полученные из грибов *Миротециум* и *Аспергиллус*, добились выделения протопластов из клеток корней и клеток луковицы лука. Кокинг показал, что действие фермента из гриба *Миротециум* в растворе 0,3 М сахарозы на фосфатном буфере 0,02 М при рН 6,0 приводит к распаду протопласта за два часа воздействия. Им установлена невозможность выделения протопластов из клеток, слабо плазмолизуемых, что он связывает с наличием плазмодесм, связывающих протопласты соседних клеток. В случае плазмолизированных клеток выделение протопластов удается. В данном случае разрыв плазмодесм происходит во время плазмолиза. Им было установлено также, что невакуолизованные клетки не плазмолизируются, вслед-

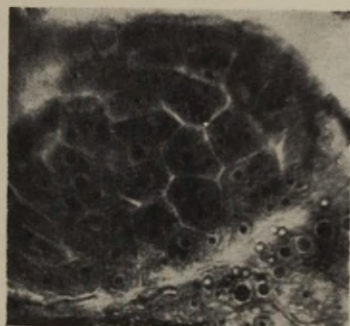


Рис. 1. Многоядерные клетки в спорогенной ткани пыльника яблони сорта 'Пепин шафранный'. Ув. 1800 \times .

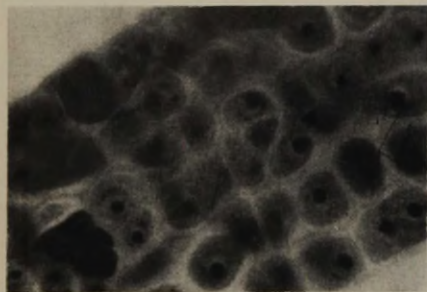


Рис. 2. Клетки кроющих листьев вишни сорта 'Любская'. Ув. 1800 \times . Слева — в состоянии покоя; справа — в состоянии вегетации.



Рис. 3. Выделенные протопласты из покоящихся семян пшеницы. Ув. 1800 \times .

ствие очень прочной связи протопласта со стенкой клетки. Нами были использованы вытяжки, полученные из культуры *Аспергиллус нигер*, выращенного на зернах овса, ломтиках картофеля и моркови. В концентрации разведения сухого порошка из культуры 1 : 10 воздействие за два часа было очень сильное, разрушавшее протопласты и ядра в них. Разведением этой концентрации в десять раз с удлинением времени воздействия до одних или двух суток удалось выделить протопласты из клеток покоящихся семян пшеницы, овса и тыквы. Выделить протопласты из проросших семян не удалось вследствие связи клеток через плазмодесмы. При более длительном воздействии, до двух суток, разделение протопластов идет более легко, но в данном случае происходит повреждение клетки, в ней не удаются реакции на нуклеиновые кислоты, так как они разрушаются под действием фермента (рис. 3).

Таким образом, выделение протопластов легко происходит только в случае, если между клетками нет протоплазматической связи, что наблюдается только в состоянии покоя. В период вегетации выделение протопластов не удается.

Из особенностей протоплазмы закаленных (покоящихся) растений можно отметить данные Т. С. Сулакадзе (1949), которая установила большую структуризацию (зернистость) плазмы и скопление хлоропластов около ядра. По ее данным, рН клеточного сока у закаленных растений лежит в более кислой области, rH_2 сдвинуто в сторону окисления, наблюдается высокая дисперсность коллоидов, вязкость и эластичность протоплазмы. Т. С. Сулакадзе и Я. Е. Элленгорн (1945) показали, что уже после первой фазы закаливания наблюдается дифференциация плазмы. Поверхностный слой протоплазмы приобретает щелочную реакцию, высокую дисперсность и малую вязкость. После прохождения первой фазы закаливания кислотность уменьшалась, а проницаемость падала.

Клетки с обособленной протоплазмой, также как и плазмолизированные клетки, по данным опытов В. С. Ильина (1930, 1933, 1934, 1935), приобретают устойчивость к образующимся кристаллам льда в межклетниках. Клетки растущего растения, пронизанные плазмодесмами, легко повреждаются образующимися кристаллами льда, что выражается в повреждении плазмодесм, соединяющих соседние протопласты, а затем уже происходит повреждение протоплазмы.

Однако защитная функция процесса обособления протоплазмы сводится, очевидно, не только к устранению механического давления льда на протоплазму. Вторым ее значением является перерыв путей кристаллизации. Отсутствие протоплазматической связи между клетками препятствует процессу кристаллизации воды, который может быстро распространяться по тканям при наличии плазмодесм.

Наконец, при обезвоживании не имеет места явление отрицательного тургора и протоплазма не испытывает тех больших натяжений, которые возникают при сильном обезвоживании во время вегетации, когда процесс обособления протоплазмы не происходит. Таково, по нашему мнению, основное значение процесса обособления протоплазмы в морозоустойчивости растений.

Как видно из изложенного, явление обособления протоплазмы говорит об очень большой сложности процесса подготовки растения к зимнему периоду. Для того, чтобы происходил процесс обособления протоплазмы, необходимо глубокое изменение направленности обмена веществ в сторону образования липоидов и малоподвижных комплексов запасных веществ, что и приводит к снижению интенсивности физиолого-биохимических процессов и к прекращению роста.

Особенно необходимо отметить интенсивное накопление липоидов в образовательных тканях и, в первую очередь, в точках роста и в камбиальной ткани. О том, как возник процесс обособления протоплазмы, можно составить себе представление из ряда работ, посвященных изучению ростовых процессов в растениях. По данным Тимана (1948, 1949) и его сотрудников, влияние ауксинов на рост тесно связано с дыханием и превращением веществ. Боннер (1936) установил на колеоптилях овса непосредственную зависимость роста от дыхания. При обработке цианидом рост подавлялся одинаково с дыханием. В дальнейших опытах Тимана в качестве ингибитора дыхания брался не цианид, который влияет на любой вид дыхания, а более специфические ингибиторы (моноиодуксусная кислота и др.), тормозящие различные дегидразы. При этом выяснилось, что ингибиторы, вызывающие полную приостановку роста, оказывают лишь очень небольшое влияние на общее дыхание. Отсюда был сделан вывод, что только небольшая часть дыхания, примерно 10%, используется на рост. Следующим этапом работ было установление ускоряющего действия кислот, входящих в цикл Кребса, на рост растений. На этом основании и было сделано заключение о наличии связанного с ростом дыхания.

По данным Тимана и его сотрудников (1949), по мере роста накапливаются вещества, влияющие на ход цикла Кребса и таким путем тормозящие рост. Гетероауксин рассматривается ими как вещество, защищающее превращение кислот, происходящее в цикле Кребса, от образующихся в растении веществ, тормозящих рост. Действие ингибиторов (иодацетат, арсенит и Na-фторид) по опытам Христенсена и Тимана противоположно действию гетероауксина. В то время как гетероауксин способствует превращению жиров в сахара, ингибиторы тормозят этот процесс. Таким образом, в растении при помощи образующихся в них естественных тормозящих рост веществ создаются условия, при которых обмен веществ идет в сторону образования жиров

и происходит остановка ростовых процессов. Очевидно, изменение деятельности КоА в этом направлении характерно для состояния покоя.

Вегис (1955) считает, что исходя из этих работ можно понять и образование сложных липоидных слоев в клетках у ряда древесных растений. Очевидно, всякая остановка роста связана с изменением обмена в сторону образования жиров и жироподобных веществ. Отсюда понятно и значительное увеличение содержания жиров в клетках всех растений в состоянии покоя. С нашей точки зрения, в процессе эволюции у древесных растений и выработалось свойство образовать сплошной липоидный слой на поверхности протоплазмы, что весьма способствует увеличению морозоустойчивости и перезимовке растений.

Для плодовых растений характерен факт неравномерного и в неодинаковой степени ухода в состояние покоя отдельных органов и тканей. Часто летом пазушные почки находятся в состоянии покоя, что зависит от биологии растения, а не от условий среды. Большую роль в этом случае играют исторически сложившиеся коррелятивные отношения между частями растений. Нахождение пазушных почек в состоянии покоя летом связано с их обезвоживанием при интенсивной транспирации листьев, что экспериментально доказано работами А. Я. Перка (1953) и В. О. Казаряна (1951, 1954).

Нельзя согласиться с существующим до сих пор мнением, что плодовые растения входят в состояние покоя летом после прекращения роста побегов. Впервые такое мнение было высказано И. И. Тумановым (1938).

Основанием для такого вывода послужило то, что почки в это время на срезанных ветвях или совсем не распускаются или распускаются через длительное время при благоприятных для роста условиях. Однако почки не прорастают не потому, что они находятся в состоянии покоя, а потому, что они не дифференцированы и имеют слабо развитую меристему. Но окончание ростовых процессов еще не означает, что растение находится в покое. После прекращения роста летом растения находятся в состоянии активной жизнедеятельности. Они интенсивно накапливают питательные вещества, которые оттекают в запасующие органы и откладываются в них в основном в виде крахмала. В это время в листьях накапливается максимальное количество хлорофилла (Н. С. Судник, 1960). Одновременно идет активная дифференциация заложившихся ростовых и цветочных почек будущего года. Деревья имеют в это время очень активную жизнедеятельность и не находятся в состоянии покоя (В. А. Колесников, 1951; Е. З. Окнина, 1962).

После листопада происходит мобилизация отложенных в запас питательных веществ, переход их в сложные труднорастворимые соединения. Срок прекращения ростовых процессов кор-

релирует с глубиной покоя. Чем раньше в растениях прекращаются ростовые процессы, тем больше питательных веществ откладывается в запас в их тканях, тем лучше они перезимовывают, тем больший прирост дадут в следующем году.

Опадение листьев также можно рассматривать как приспособление для лучшего перезимования. После прекращения роста и накопления питательных веществ у растений снижается интенсивность физиологических процессов, они вступают в состояние покоя, который не позволяет им при осеннем потеплении тронуться в рост до наступления зимы. Если древесные растения не заканчивают рост и не вступают в состояние покоя, то они не могут приобрести устойчивость к действию пониженных температур. В таких растениях мало отложено запасных питательных веществ, нет достаточного материала для образования зимних защитных веществ (И. И. Туманов, 1940).

Суровые осенне-зимние условия заключаются не только в действии низких температур, но и в длительности неблагоприятных условий для фотосинтеза и роста растений. Наиболее важным приспособлением является именно приспособление к существованию в течение длительного времени с пониженным обменом веществ и сохранением запасных питательных веществ, необходимых для осуществления весеннего роста (Е. З. Окнина, 1962). Этому способствует обособление протоплазмы, отложение в запас веществ в труднорастворимой форме, таких как белки, жиры и комплексы из белков и липоидов, снижение ферментативной активности, интенсивности дыхания, прекращение или ослабление фотосинтеза и сильное обезвоживание растения. Чем сильнее выражено обособление протоплазмы, тем слабее обмен между клетками и тканями, тем морозоустойчивее растения. Наибольшее число клеток с обособленной протоплазмой наблюдается в декабре, январе и феврале.

Образующиеся на поверхности протоплазмы липоидные и дубильные соединения как бы блокируют ее от действия внешних суровых условий. Эти вещества защищают протоплазму от набухания и испарения воды. В результате изменений, происходящих в состоянии покоя растений, резко снижается набухаемость протоплазмы, что является одним из важных диагностических признаков глубины покоя. От глубины покоя зависит степень реакции плодовых растений на кратковременные оттепели в осенне-зимний и особенно в весенний периоды.

Степень набухаемости протоплазмы можно определять по времени наступления колпачкового плазмолиза в одномолярном растворе роданистого калия. Во время вегетации растений протоплазма обладает высокой набухаемостью и проницаемостью; колпачковый плазмолиз в этом случае наступает моментально или через 1—2 минуты. В состоянии покоя он начинается

значительно медленнее и тем медленнее, чем морозоустойчивее сорт плодового растения.

Липоиды на поверхности протоплазмы при разной глубине покоя неодинаково устойчивы к обогреву; чем морозоустойчивее растения, тем при более высокой температуре и в более длительное время происходит распад липоидов. Устойчивость липоидов к обогреву является также диагностическим признаком глубины покоя.

Между состоянием покоя и устойчивостью к неблагоприятным условиям существует прямая зависимость: чем глубже и стабильнее состояние покоя, тем лучше растения переносят суровые условия и интенсивнее растут весной.

Значительные изменения претерпевают в это время наряду с протопластом и другие органеллы клетки, в частности ядро и хлоропласты. Хлоропласты скучиваются и претерпевают, по видимому, глубокие изменения в своем субмикроскопическом строении. Ядро почти не дает реакцию на дезоксирибонуклеиновую кислоту.

Не остается без изменения при переходе растений в состояние покоя содержание белков и нуклеиновых кислот. Затухание и приостановка роста в состоянии покоя сопровождаются снижением содержания нуклеиновых кислот, свободных аминокислот и увеличением белковых веществ (нами установлено увеличение содержания аминокислот гидролизата белков).

Содержание растворимых сахаров, таких как глюкоза и фруктоза, в почках на протяжении зимы поддерживается на определенном мало изменяющемся уровне. Изменение наблюдается в содержании рафинозы, которая появляется в коре морозоустойчивых растений в суровые зимы и при закаливании растений.

Мы предлагаем отличать три фазы покоя у растений, а именно: 1) органический покой, 2) глубокий покой и 3) вынужденный покой.

Под органическим покоем мы понимаем фазу, когда растение не может из него выйти под влиянием факторов, вызывающих выход растений из состояния покоя (теплые ванны, эфиризация и т. д.). Этот период связан с изменениями белково-нуклеинового обмена и с подготовкой к весеннему росту. Глубокий покой наступает или после, или даже одновременно с органическим покоем и также связан с рядом изменений внутреннего содержимого клеток (процесс обособления протоплазмы) и в значительной степени обуславливает морозоустойчивость растений. Вынужденный покой связан лишь с неблагоприятными окружающими условиями, и растения могут легко из него выйти при изменении этих условий.

Морозоустойчивость плодовых растений зависит от времени окончания весеннего роста. Запоздалый рост плодовых расте-

ний, чем бы он не вызывался, всегда отрицательно сказывается на морозоустойчивости, так как растения не успевают хорошо подготовиться к переходу в покой. Задержка роста и прекращение его являются предпосылкой развития морозоустойчивости плодовых растений. Морозоустойчивость тесно связана с интенсивностью физиологических процессов: чем сильнее понижены физиологические процессы в осенне-зимнее время, т. е. чем глубже покой, тем выше морозоустойчивость и зимостойкость плодовых растений. Одной из причин задержки роста осенью является укорочение длины дня и снижение температуры.

Таким образом, зимний покой у древесных растений является одной из основных причин их высокой морозоустойчивости и в то же время обязательной фазой для прохождения процессов обновления клеток и возобновления ростовых процессов в весеннее время.

Данные этих исследований легли в основу разработки методов диагностики морозоустойчивости плодовых растений по глубине покоя их клеток и тканей, пользование которыми дало возможность устанавливать степень морозоустойчивости того или иного сорта плодового растения (П. А. Генкель и Е. З. Окнина, 1952, 1954).

Разработка метода диагностики морозоустойчивости плодовых растений обусловлена большой практической важностью этого вопроса для работников научно-исследовательских учреждений по плодоводству, лесоводству и полеводству. Для селекционера и агротехника очень важно уметь быстро оценивать морозоустойчивость растений в конкретных условиях. В настоящее время этот метод широко используется в практике садоводства.

ЛИТЕРАТУРА

- Барская Е. И., Окнина Е. З. Роль нуклеиновых кислот в процессах роста и состояния покоя почек плодовых культур. Физиол. раст., т. 6, в. 4, 1959.
- Белозерский А. Н. Полинуклеиновые кислоты и их связь с эволюцией ядерного аппарата растительной клетки. Усп. соврем. биол., 18, 1, 1944.
- Генкель П. А. и Окнина Е. З. Изменение состояния протоплазмы клеток у растений во время периода покоя. Сб. Рефераты научно-исследов. работ за 1944. Отдел. биол. наук АН СССР, 18, 1945.
- Генкель П. А. и Окнина Е. З. О состоянии покоя у растений. ДАН СССР, т. 62, № 3, 1948.
- Генкель П. А. и Окнина Е. З. Состояние покоя как процесс обособления протоплазмы. Тр. Ин-та физиол. раст. АН СССР, т. 6, в. 1, 1948а.
- Генкель П. А. и Окнина Е. З. Изучение глубины покоя у древесных пород для диагностики морозоустойчивости. Методические указания. Изд. АН СССР, 1952.
- Генкель П. А. и Окнина Е. З. Диагностика морозоустойчивости растений по глубине покоя их тканей и клеток. Методические указания. Изд. АН СССР, 1954.

- Генкель П. А. Значение принципа стадийности в развитии и устойчивости растительных организмов. Тезисы докл. конф. по наследственности растений, животных и микроорганизмов, посвящ. 40-летию Вел. Окт. социал. рев. АН СССР, М., 1957.
- Генкель П. А. Значение состояния покоя в жизни растительных организмов. Тр. Объед. научн. сессии Молд. филиала АН СССР, 1, 1959.
- Генкель П. А., Пронина Н. Д. Выделение протопласта из клеток эпидермиса лука в состоянии покоя. Физиол. раст., т. 10, в. 2, 1963.
- Казарян В. О. О значении корреляционных отношений между боковыми почками стеблей при прохождении ими стадии яровизации. ДАН СССР, т. 76, № 2, 1951.
- Казарян В. О. Физиологические особенности развития двухлетних растений, Ереван, 1954.
- Колесников В. А. Плодоводство Крыма. Симферополь. Крымиздат, 1951.
- Лысенко Т. Д. Ближайшие задачи советской сельско-хозяйственной науки. Сб. работ в годы Великой Отечественной войны. М., 1943.
- Мальчевский В. П. Применение искусственного света для ускорения роста и развития сеянцев древесных пород и получение нескольких вегетационных периодов за один год. Тр. Ин-та физиол. раст., 4, № 1, 1946.
- Молотковский Г. Х. Значение активаторов роста для состояния покоя растений. ДАН СССР, т. 68, № 2, 1949.
- Окнина Е. З. Физиология плодовых растений в состоянии покоя в связи с их морозоустойчивостью. Автореферат докт. диссертации. ТСХА, 1962.
- Перк А. Я. Роль воды в периоде покоя у растений. Автореферат канд. диссертации. Тарту, 1953.
- Ситникова О. А. Об измерении осмотического давления у растительных клеток в состоянии покоя. Тр. Ин-та физиол. раст. АН СССР, т. VII, в. 1, 1950.
- Судник Н. С. Влияние светового режима на формирование фотосинтезирующего аппарата у однолетних сеянцев черешни. Физиол. раст., т. 7, в. 2, 1960.
- Сулакадзе Т. С. и Элленгорн Я. Е. Изучение внутриклеточного рН в процессе закаливания пшеницы. Сообщ. АН Груз., 6, 10, 1945.
- Сулакадзе Т. С. Соотношения между морозоустойчивостью и физико-химическими свойствами протоплазмы. Тр. Тбилисс. бот. ин-та, т. 13, Тбилиси, 1949.
- Туманов И. И. Современное состояние проблемы зимостойкости растений. Селекция и семеноводство, № 2, 1938.
- Туманов И. И. Физиологические основы зимостойкости озимых культурных растений. Сельхозгиз, 1944.
- Туманов И. И. Современное состояние и очередные задачи физиологии зимостойкости растений. Физиология устойчивости растений. Изд. АН СССР, М., 1960.
- Туманов И. И. и Красавцев О. А. Закаливание северных древесных растений отрицательными температурами. Физиол. растений, т. 6, в. 6, 1959.
- Bauch R. und Overbeck H. I. Gewinnung isolierter Zellen aus pflanzlichen Geweben durch Pektinasewirkung. Der Züchter. 19, Heft 8, 1949.
- Bonner, I. The growth and respiration of the Avena coleoptile. Journ. Genet. Physiol., 20, 1936.
- Boresch K. Zur Analyse der frühtreibenden Wirkung des Warmbades. Bioch. Zts., 153, E Benda 170, 1924.
- Boresch K. Zur Biochemie der frühtreibenden Wirkung des Warmbades III, Bioch. Zts., 202, 1928.
- Christensen S. G. and K. V. Thimann. The metabolism of stem tissue during growth and its inhibition. Arch. Bioch., 26, 1950.
- Cocking E. C. A method for the isolation of plant protoplasts and vacuoles. Nature, 187, N 4741, 1960.

- Cocking E. C. Действие β -индолилуксусной кислоты и других ростовых веществ на изолированные протопласты растений. V межд. биох. конгр. Реф. сек. сообщ. 15, 52, 1961.
- Iljin W. S. Die Ursachen der Resistenz von Pflanzenzellen gegen Austrocknen. *Protoplasma*, 10, 1930.
- Iljin W. S. Über den Kältetod der Pflanzen und seine Ursachen. *Protoplasma*, 20, 1933.
- Iljin W. S. The point of death of plants at low temperature. *Bull. Association russe pour les recherches scientifiques*. Prague, v. I, N 4, 1934.
- Iljin W. S. Lebensfähigkeit der Pflanzenzellen in trockenem Zustand. *Planta*, 24, 1935.
- Iohansen W. Das Aetherverfahren beim Früchttrieben. Jena. G. Fischer, 1900.
- Sakaii A. Relation of sugar content to frost-hardiness in plants. *Nature*, v. 185, N 4714, 1960.
- Sakaii A. Effect of polyhydric alcohols on frost-hardiness in plants. *Nature*, v. 180, N 4762, 1961.
- Thimann K. V. The Hormones. Vol. 1, 1948.
- Thimann K. V. Plant hormones, growth and respiration. *Biol. hull Lauegh*, v. 96, N 3, 1943.
- Thimann K. V. and W. Bonner. Inhibition of plant growth. *Proc. of the Nat. Acad. Sci.*, Washington, v. 35, 1949.
- Vegis A. Über den Einfluß der Temperatur und der täglichen Licht-dunkel-Periode auf die Bildung der Ruheknospen. Zugleich ein Beitrag zur Entstehung des Ruhezustandes. *Upsala Lundequistska bokh. Ser. I, Symbolae botanicae Upsalienses*, 14, 1955.

О ПРИЧИНАХ И ЗНАЧЕНИИ ПЕРИОДА ПОКОЯ У РАСТЕНИЙ

А. Я. Перк

Тартуский госуниверситет

Наиболее важными вопросами проблемы периода покоя являются определение причин покоящегося состояния растений и выяснение значения данного периода в жизни растений.

Знание обуславливающих состояние покоя причин дает возможность управлять данным явлением в жизни растений.

Относительно причин состояния покоя высказаны различные точки зрения. Сторонники автогенетической теории развития растительного организма (Volkens, 1912; Coster, 1927; Schimper, 1935 и др.) считали, что периодичность роста определяется внутренними причинами. Данный взгляд сформировался на основе наблюдений за поведением растений в тропиках. Несмотря на постоянство климатических условий, растения в тропиках обнаруживают периодичность роста. Периоды спада ростовой активности здесь не приурочены к определенному времени года. Взгляд на автономность периода покоя с тропической растительности был перенесен Габерландом на растения умеренной зоны с отчетливой сезонной сменой климатических условий.

Другие исследователи, во главе с Клебсом (1939), отрицали автономию явлений периодичности и, исходя из пластичности растительного организма, рассматривали периодические явления в жизни растений как реакцию на воздействия условий внешней среды. Согласно взглядам Клебса, покой у растений вызывается внешними условиями, из которых определяющее значение, например, для растений тропиков имеет обеднение корнеприлегающего слоя почвы питательными веществами как следствие их предшествующего интенсивного роста.

В основу разногласия этих двух направлений легло противопоставление внутренних свойств организма условиям внешней среды, непонимание закономерностей взаимодействия растительного организма с факторами окружающей среды. Впоследствии большая часть ученых встала на компромиссные позиции, наиболее определенно сформулированные Гасснером (1933). Периодичность роста стали рассматривать как внутреннее свойство растения, проявление которого определяется внешними условиями.

В местностях с отчетливо выраженной сменой климатических условий рост растений может совершаться в периоды года с благоприятными внешними условиями, тогда как для перенесения неблагоприятных времен года растения должны прекратить рост. Эта смена периодов роста и покоя на фоне периодической смены климатических условий оказалась важным приспособлением растений в борьбе за существование и была закреплена в их наследственном основании. Что та или иная периодичность роста и покоя, выработавшаяся у растений под воздействием внешних условий, впоследствии сделалась наследственно закрепленной, наглядно показывают примеры той устойчивости, с которой растения удерживают свойственный им на родине ритм роста в новых условиях культуры, например, растения умеренных зон в условиях тропиков (Bordage, 1910).

Необходимость рассматривать период покоя у растений не автономно, а в единстве с условиями внешней среды, наиболее последовательно обоснована в работах И. В. Мичурина (1939) и его последователей. «Период покоя у растений, — указывал Мичурин, — можно различными способами передвинуть, укоротить или совершенно исключить». Используя гибридизацию и другие приемы изменения наследственности, удастся изменять продолжительность и глубину покоя у растений (Букасов и др., 1948).

Сравнительно легкая изменчивость периода покоя под влиянием внешних условий и воздействий свидетельствует о более позднем приобретении его растениями.

Дальнейшее изучение периода покоя было направлено на выяснение тех условий внешней среды, во взаимодействии с которыми у растений проявляется состояние покоя. Поскольку

растения еще задолго до наступления неблагоприятных осенне-зимних условий переходят в состояние покоя, то последние не могут считаться непосредственными причинами данного явления. Как было показано еще Катунским (1940), растение не может регулировать свой ритм развития путем непосредственной реакции на неблагоприятные факторы (низкие температуры, засуха и т. д.). Оно должно к ним заранее приспособиться. Было высказано предположение, что длина дня, с абсолютной правильностью изменяющаяся в течение года, и служит тем ориентиром времени или астрономическими часами, по которым растительные организмы соизмеряют темп и ритм своего развития. Согласно этому взгляду, с укорочением дневного освещения к осени растения впадают в состояние покоя, а с удлинением дня к весне они пробуждаются к росту. Как выяснилось из опытов Б. С. Мошкова (1934), для ускорения перехода растений в покоящееся состояние нет надобности воздействовать коротким днем в течение всего периода вегетации, а лишь в сравнительно короткий отрезок его, в частности в условиях Ленинграда для белой акации и некоторых других исследованных растений, взятых из более южных районов, с 16 июля по 7 августа. Можно думать, что фотопериодическое воздействие на сроки перехода растений в состояние покоя оказывается особенно эффективным в том случае, если оно производится в фазу затухания роста. Если бы период покоя являлся непосредственной реакцией растительного организма на продолжительность дня, то можно было бы ожидать, что в условиях непрерывного освещения период покоя должен полностью исключаться. Однако в опытах В. Мальчевского (1946) сосна при выращивании на круглосуточном освещении не росла непрерывно, а образовывала в течение одного года три годичных кольца. Не у всех растений, однако, укорочение длины дня ускоряет их переход в состояние покоя. По данным Е. Р. Гюббенет (1940), короткий день не вызывал покоя у сеянцев какао. По данным Покровского и Меробян (1936), некоторые южные сорта чая продолжают вегетировать непрерывно в теплице на коротком зимнем дне. Подобное же явление характерно для луков, которые на коротком дне продолжают вегетировать неопределенно долго, а на длинном дне переходят к образованию луковицы (Реймерс, 1941). Также не всегда удается растения вывести из состояния покоя одним только удлинением продолжительности дня. В естественных условиях для снятия периода покоя необходимо воздействие пониженными температурами. Заслуживает также быть отмеченным, что в естественных условиях вхождение растений в состояние покоя может совершаться, когда длина дня продолжает еще увеличиваться, а выход из него — при продолжающемся укорочении длины дня (растения, выходящие из состояния покоя до декабря). При выращивании растений в

теплицах, где условия благоприятствуют раннему началу вегетации, можно наблюдать переход их в состояние покоя при необычной длине дня (Перк, 1960). Все это указывает на значительную обусловленность периода покоя внутренними условиями.

Многочисленные исследования проведены по выяснению значения встречающихся в растениях регуляторов роста в процессах роста и явлениях коррелятивного взаимодействия между органами и частями растения, которое оказывает на интенсивность и направленность роста не меньшее влияние, чем внешние условия.

Еще опытами Сноу (Snow, 1929) на проростках гороха было установлено, что задерживающее влияние верхушки стебля на развитие пазушных почек исходит из трех или четырех самых молодых быстро растущих листьев. По мере увеличения размеров листьев это влияние ослабевает, и вполне взрослые листья становятся почти совершенно неактивными.

Механизм коррелятивного торможения роста пытаются объяснить по-разному. Сноу показал, а ряд других авторов подтвердили, что тормозящее раздражение может проходить через надрезы и даже через короткие убитые участки стебля. Следовательно, при процессах торможения дело должно заключаться в распространении растворенных регулирующих рост веществ по растению.

Относительно способа, которым регуляторы роста включаются в цепь реакций коррелятивного торможения, высказан ряд гипотез.

Тиман и Скуг (1933, 1934), пользуясь проростками бобов, нашли, что причиной задержки развития пазушных почек является выделение ауксина развивающейся верхушкой растения в такой концентрации, которая сдерживает распускание боковых почек.

Согласно гипотезе блокирования, предложенной Ван-Овербеком (1938), ростовое вещество главного стебля обычно блокирует передвижение питательных веществ по узким проводящим путям, ведущим к боковым почкам, так что последние не могут прорасти из-за недостатка питательных веществ. Следовательно, для прорастания почек необходим дефицит ростовых веществ в стебле.

По гипотезе отвлечения, развиваемой Вентом (1936), центры роста, например, верхушечные почки привлекают к себе ростовые вещества, имеющиеся лишь в ограниченном количестве, и вследствие этого отнимают их от боковых почек, которые развивают значительно меньшую силу притяжения.

Согласно взгляду, развиваемому Сноу (1937), под влиянием ростовых веществ в растении возникают тормозящие вещества, способные распространяться в растениях в обоих морфологи-

ческих направлениях. Молодые листья образуют как ростовые, так и тормозящие вещества. Сноу предполагает взаимодействие между ростовыми и тормозящими веществами. Ростовое вещество предохраняет клетки от действия тормозящего вещества, без него клетки могут погибнуть. Степень торможения зависит от того соотношения между количеством тормозящих и ростовых веществ, которые устанавливаются в каждом отдельном случае.

Зёдинг (1955) приходит к заключению, что период покоя у почек древесных пород регулируется тормозящими рост веществами. Ростовые вещества, поступающие из запасов растения или вновь синтезируемые, усиливают рост, но не определяют покой, так как попытки использовать их препараты для ранней выгонки растений не увенчались успехом. Также покой семян в большинстве случаев обусловлен высоким содержанием ингибиторов роста.

Хемберг (1949), исследовавший прорастание почек у ясеня, осенью нашел во всех почках много тормозящих веществ, тогда как в феврале, когда период покоя был в значительной мере пройден, содержание их было гораздо ниже.

Согласно данным Леопольда (1955), в почках древесных растений и семенах в состоянии покоя имеются кислые ингибиторы. Они блокируют сульфгидрильные группы некоторых ферментов, в частности амилазы. Соединения, содержащие сульфгидрильные группы (глутатион и др.), подавляют деятельность ингибиторов и активируют деятельность важных для роста сульфгидрильных энзимов. В механизме действия ауксинов Леопольд большую роль отводит их взаимодействию с коэнзимом А и вообще превращению сульфгидрильных соединений. Показано также, что ингибиторы сульфгидрильных групп сильно тормозят передвижение ауксина при концентрациях, не угнетающих дыхание.

Физиолого-биохимические исследования показывают, что ростовые вещества оказывают разностороннее влияние на физико-химические свойства протоплазмы, на водный режим, регулируя растяжение клеток, и на другие стороны жизнедеятельности клеток.

Существенным физиологическим признаком, характеризующим состояние роста, является степень преобладания в ткани восстановительного направления метаболизма. При условиях, благоприятных для важнейших биосинтезов и для роста, в частности при воздействии стимулирующими концентрациями ауксинов, обычно наблюдается повышение отношения содержания восстановленных форм к окисленным в системах глутатиона, аскорбиновой кислоты, ТПН, а при угнетающих концентрациях обнаруживается снижение этого соотношения.

Действительно, определение величины дыхательного коэффи-

циента в меристеме точек роста растений в состоянии активной деятельности показывает на сдвиг процессов метаболизма в сторону анаэробизма, биологический смысл которого, по-видимому, заключается в обеспечении растущих тканей более разнообразными промежуточными продуктами, необходимыми для биосинтеза.

В фазу растяжения клеток, наоборот, отмечено повышение аэробного дыхания, что важно в отношении снабжения организма энергией, необходимой также для усиления водонагнетательной деятельности клеток.

По мнению некоторых исследователей (Marre and Arrigoni, 1957 и др.), действие ИУК в стимулирующих рост концентрациях на содержание аскорбиновой кислоты связано с тем, что он препятствует окислению восстановленной АК до дегидроформы, угнетающе действующей на некоторые ферментные системы (дегидраза янтарной кислоты и др.), активность которых важна для ростовых процессов. При этом увеличивается содержание восстановленного глутатиона в тканях.

При ингибирующих рост концентрациях аскорбиновой кислоты снижается содержание восстановленного глутатиона и параллельно идет увеличение содержания окисленного глутатиона. Являясь активатором протеолитического фермента папаина, глутатион принимает непосредственное участие в обмене белков (Mothes, 1931; Guthrie, 1933; Прокошев, 1934; Иванов, 1939; Строганов, 1940).

Современные представления о ростовых процессах связаны с изучением метаболизма энергетических веществ, при которых освобождается необходимая для роста энергия. Усилия исследователей поэтому направлены на выяснение действия ростовых веществ на процессы аккумуляции и трансформации энергии.

Исследованиями Марре и Форти (1958) показано, что в результате действия ауксина наблюдается повышение активности дыхательных систем, увеличение интенсивности синтеза богатых энергией связей, повышение утилизации фосфатных макроэнергетических связей в метаболических процессах и росте.

Л. И. Сергееву (1946) в опытах с инъекцией 1% раствора АТФ удалось вызвать распускание почек у некоторых деревьев в период органического покоя. Это дало ему основание для предположения, что в состоянии органического покоя почки древесных растений переходят в результате разобщения окисления и фосфорилирования в дыхательной цепи и прекращения образования АТФ. Разобщение окисления и фосфорилирования в дыхательной цепи происходит в результате перестройки дыхательных систем, перемещения окислительных процессов из митохондрий на их поверхность (Ленингер, 1961).

Изменения окислительно-восстановительных условий и фосфорного обмена у растений, подвергающихся действию аукси-

нов, по-видимому, сопровождается значительными изменениями нуклеинового обмена. Эти условия за последние годы стали интенсивно изучаться рядом физиологов в разных странах.

Очень интересны результаты работы Дж. М. Нейлор (1958), определившей содержание ДНК в ядрах клеток меристемы верхушечной и боковых почек традесканции (*Tradescantia paludosa*). Она обнаружила, что коррелятивное ингибирование верхушечной почкой традесканции боковых связано с угнетением синтеза ДНК в ядрах, что, по-видимому, является непосредственной причиной торможения деления клеток боковых меристем. После срезания верхушечной почки коррелятивное ингибирование снималось, и в боковых почках также начали появляться ядра с удвоенным количеством ДНК, чему соответствовало активирование деления клеток. Нейлор приходит к заключению, что влияние на обмен ядра является существенным моментом в действии ауксинов на рост клеток.

Дж. Зильбергер и Ф. Скуг (Skoog, 1954) в опытах с культурой ткани сердцевинки табака на питательной среде, содержащей ИУК в разных концентрациях, обнаружили, что при концентрации этого соединения 0,14 мг/л наблюдается максимальное содержание в ткани ДНК, что соответствует усиленному делению клеток; при 1,4 мг/л ИУК в питательной среде отмечено максимальное содержание в ткани РНК и отсутствие клеточного деления; пропорционально возрастанию содержания РНК увеличивается сырой вес клеток. Авторы предполагают, что ауксины активируют рост за счет непосредственного влияния на синтез РНК. Важно отметить, что многими исследователями (Алексеев, 1963; Гусев, 1959; Цельникер, 1963 и др.) выяснено, что между содержанием нуклеиновых кислот и воды в тканях наблюдается положительная каузальная зависимость.

Наиболее распространенным в настоящее время является представление, что вхождение растений в состояние покоя определяется внутренними изменениями, которые, однако, в прошлой истории вида являлись ответной реакцией на какие-то неблагоприятные изменения внешней среды в определенный период года и были наследственно закреплены естественным отбором. В качестве действующих неблагоприятных условий при этом приводятся температура (Vegis, 1957), условия минерального питания (Lakon, 1912), влажность (Серебряков, 1952; Шараров, 1954; Перк, 1953, 1960; Скрепчинский, 1957 и др.).

Шараров (1954) по данному поводу заключает, что основным стимулом эволюции растительного мира, оказывающим свое воздействие на растения с момента выхода их на сушу, очевидно, была борьба за воду. Недостаток влаги в определенные, правильно повторяющиеся промежутки времени в течение года и стал причиной появления периода покоя у древесных растений.

Серебряков (1952) выдвигает гипотезу о решающем значении в явлениях периодичности роста растений соотношения роста поглощающей поверхности корней и испаряющей поверхности листьев. Если поверхность листьев нарастает быстрее поглощающей поверхности корней, то рост последних должен через некоторое время прекратиться. Подтверждение своим взглядам он видит в том, что у большинства наших древесных растений действительно после весеннего максимума роста наступает летний период покоя корней. На значение коррелятивных отношений в росте побегов и корней, по мнению этого исследователя, указывают также данные о скорости и длительности роста побегов. Быстро растущие весной растения отличаются в то же время кратковременностью роста побегов — дуб, бук, липа, вяз и др. К сожалению, как отмечает сам автор, непосредственных измерений скорости нарастания поглощающей поверхности корней и листьев и их соотношения для многолетних растений не производилось. К тому же, по мнению некоторых исследователей (Чендлер, 1960), ритм роста корней и побегов не совпадает. Весной и в самом начале лета корни склонны к быстрому росту, но после того как запасы питательных веществ истощаются, а продукты фотосинтеза используются для наиболее быстрого роста побегов и камбия, рост корней протекает медленно. Затем, когда летом рост побегов и камбия замедлится или приостановится, обычно имеет место самый большой в году рост корней. Вторая волна прироста корней приходится в умеренной зоне на сентябрь, ноябрь (Лобанов, 1847; Рахтеенко, 1960; Резниченко, 1958 и др.), когда надземная часть уже находится в состоянии глубокого покоя.

Максимов (1946) на основе своих многолетних исследований пришел к заключению, что из всех проявлений жизнедеятельности растений наиболее чувствительным к недостатку воды является рост. Для нормального протекания процессов роста совершенно необходима высокая степень обеспеченности клеток водой.

На важное значение водного фактора в обуславливании периодичности роста растений указывает также ряд других известных фактов.

Растения влажных мест обитания (например, тополя, ивы) показывают менее отчетливую периодичность роста по сравнению с растениями из более сухих мест произрастания. Они отличаются выравниваемостью водного баланса, небольшими дневными дефицитами воды. Высокое содержание воды в тканях позволяет этим растениям поддерживать более длительное время меристематические ткани в состоянии активной жизнедеятельности.

С возрастом деревьев условия водоснабжения кроны ухудшаются, соответственно чему укорачивается продолжительность

роста побегов. Также у кустарников и травянистых растений ввиду более легкой доступности воды период роста продолжительнее по сравнению с деревьями.

Период покоя в точках роста вклинивается между фазой эмбрионального роста и фазой растяжения клеток. Для осуществления фазы растяжения требуется однако особенно обильное поступление воды в клетки.

Нами более подробно изучалось влияние листьев на водоснабжение заложённых в их пазухах почек.

При изучении строения почек привлекает внимание тот факт, что они с самого начала своего заложения наделены многочисленными приспособлениями для защиты от высыхания. Причины раннего возникновения защитных образований у почек не обсуждаются в литературе. По нашим представлениям, их раннее заложение вызвано тем, что почки на растении находятся в условиях затрудненного водоснабжения. На недостаточное снабжение почек водой указывают данные опытов по определению доли засасывания воды почками на срезанных ветках в отсутствии и в присутствии листьев.

Согласно нашим данным, с удалением листьев доля участия почек в засасывании воды на срезанных ветках сильно снижается (в 5—7 раз) по сравнению с долей их участия при наличии листьев. Следовательно, сосущая сила почек при функционировании листьев выше, чем в их отсутствии. Другими словами, почки при наличии листьев находятся на побегах в состоянии недонасыщения водой. Такое недонасыщение, в силу слабой собственной транспирации почек, создается транспирационной деятельностью находящихся в непосредственной близости от них листьев. В силу этих условий передвигающаяся по растению вода оказывается трудно доступной для почек. Если же листья будут удалены, то конкуренция за воду с их стороны будет полностью устранена и почки получат возможность насытиться водой, вследствие чего сосущая сила почек и тем самым доля участия их в подъеме воды по растению резко снижается. Получая дополнительную воду, почки приходят в состояние, при котором возможен их дальнейший рост.

Из тех же определений выясняется, что влагоемкость побега имеет базипетальный градиент, обусловленный особенностями его анатомического строения (Иванов, 1946; Серебряков, 1952 и др.). В связи с этим находит себе объяснение последовательность одревеснения побегов от основания к верхушке, степень развитости почек по длине побега и последовательность перехода их в состояние покоя.

Биологический смысл ограниченного водоснабжения почек заключается в том, что при известном водном дефиците и обилии питательных веществ создаются более благоприятные условия для процессов в меристематической ткани, приводящих к

закладке генеративных образований. Из работ И. А. Коломиеца (1959) известно, что для перехода меристемы из вегетативного состояния в генеративное и прохождения первой стадии развития цветочных почек необходима повышенная температура и высокая концентрация питательных веществ.

Также в самом строении почек заложены условия для ограничения их водоснабжения. Известно, что почки имеют слабо развитую водопроводящую систему.

Из обнаруженного факта слабой доступности воды для почек становятся понятными их типичное ксероморфное строение и биологическая целесообразность их раннего заложения у растений. Раннее заложение почек уже в начале вегетационного периода является крайне важным свойством, выработанным у растений, так как при наличии почек сравнительно быстро может быть восстановлена новая листовая поверхность взамен утраченной.

Подобная же преждевременная утрата листьев вследствие поздних весенних заморозков, градобития, поедания молодых сочных листьев животными, гусеницами и т. д. — явление хотя и не регулярное, но частое в жизни растений. Если бы у растений отсутствовала возможность быстрого своевременного восстановления ассимиляционного аппарата, то это привело бы к сильному истощению их и другим вредным последствиям. При таком объяснении основного значения раннего заложения почек становится понятным, почему для растений оказалось полезным и необходимым, чтобы и характер ростовых процессов почек регулировался деятельностью листьев.

Определение содержания воды в почках на различных фазах развития показывает, что для распускания их требуются особенно благоприятные условия водообеспеченности. Такие условия имеют место в естественной обстановке весной и в начале лета, когда в растениях происходит интенсивное сокодвижение. Также специальные опыты показывают, что весеннему распусканию почек на побегах предшествует пополнение запасов воды в них (Перк, 1961). С усилением напряжения иссушающих факторов внешней среды и возрастанием интенсивности транспирационной деятельности листьев количество доступной для заложившихся почек воды уменьшается и они переходят в состояние покоя. Первоначально покой почек является неустойчивым и оказывается достаточным удалить листья, чтобы побудить почки к распусканию в год их заложения.

Сравнение динамики роста побегов у древесных пород и плодовых деревьев с ходом изменения основных факторов внешней среды показывает, что переход побегов в состояние покоя во времени приходится на июль, когда температура воздуха и почвы, дефицит влажности воздуха, средняя продолжительность солнечного сияния, интенсивность радиации достигают

на протяжении вегетационного периода максимального выражения (рис. 1). Запасы продуктивной влаги в почве к этому времени достигают минимума. Транспирационная же деятельность растений ввиду развитой листовой поверхности оказывается максимальной.

Проведенное Н. Д. Спиваковским (1962) исследование потребности в воде у сеянцев яблони китайки в условиях водных культур на питательной смеси Кнопа позволило выяснить, что

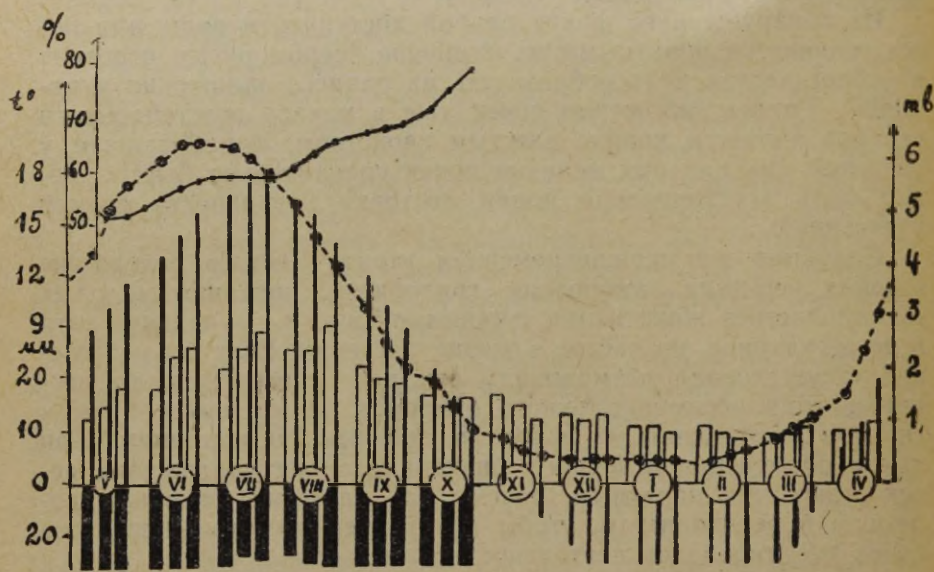


Рис. 1. Ход изменения основных метеорологических условий по данным многолетних наблюдений.

- | температура воздуха (1922—1924; 1928—1944 гг.);
- относительная влажность воздуха (1891—1935 гг.);
- дефицит влажности (1926—1942; 1945—1952 гг.);
- ▤ осадки;
- ▨ запасы продуктивной влаги в почве (1947—1958 гг.).

поступление воды в растение, весьма незначительное в фазу начального роста, резко возрастает в фазу усиленного роста и особенно в фазу затухания роста, а затем уменьшается после окончания роста надземной части растений. Следовательно, затухание ростовых процессов приходится на период, когда возрастает несоответствие между потребностью растений в воде и доступными запасами ее в почве. Вследствие этого снижается оводненность клеток.

По наблюдениям Г. К. Карпова (1957), в фазу затухания

роста побегов у яблони в листьях влажность уменьшается на 8—10% против влажности в начале фазы усиленного роста, а концентрация клеточного сока, наоборот, повышается до максимальных размеров, с 6—7 атм в начале июня до 12—13 атм к началу августа. Подобной же направленности изменения отмечены в древесине побегов.

Согласно данным наших определений, проведенных в 1960 году, содержание воды в однолетних побегах яблони (среднее по пяти сортам) составляло в мае 79,6%, а в июле — 53,4%, т. е. влажность уменьшалась на 26,2% (Перк, 1963).

Снижение степени насыщенности клеток водой не может не отразиться на свойствах протоплазмы, а также на происходящих в клетках процессах обмена веществ и энергии. Характерно при этом отметить, что происходящие в растениях изменения при переходе в состояние покоя имеют ту же направленность, что и при усилении недостатка воды в них. При вхождении растений в период покоя, кроме уже ранее отмеченных изменений в водных свойствах клеток, наблюдается повышение вязкости протоплазмы (Kessler, 1935), ослабление связи между клетками и образование липоидного слоя на поверхности протопласта (Генкель и Окнина, 1952), повышение содержания связанной воды и водоудерживающей способности тканей, уменьшение содержания нуклеиновых кислот (Барская, Окнина, 1959; Петровская, 1955; Сарапуу и Перк, 1962; Цельникер, 1963), повышение содержания сахаров (Mitra, 1921; Зеленская, 1954), снижение содержания редуцирующих веществ (Петровская, 1955; Перк, 1962), интенсивности дыхания (Максимов, 1908), уменьшение прочности связи хлорофилла с белком и увеличение зернистости пластид (Проценко, Чикаленко, 1962), усиление чувствительности пластид к повреждающим агентам (Барская, 1964), накопление флуоресцирующих веществ в клетках (Красавцев, 1963), повышение морозоустойчивости (Сакаи, 1963), снижение биоэлектрических потенциалов действия (Сергеев, 1963), повышение содержания олигосахаридов, крахмала, среди свободных аминокислот увеличивается значение пролина (Бобрышева, Окнина, 1960; Сергеев, Сергеева, Мельников, 1961), снижение кислотности, реакции на сульфгидральные группы и цитохромоксидазу (Телчерова, 1963), снижение поступления и передвижения R^{32} в растении (Мельников, 1959), интенсивности транспирации (Нестеров, 1962, Перк, 1964), общего содержания воды (Кушниренко, 1962), уменьшение содержания стимуляторов роста (Яркова, 1939), повышение содержания ингибиторов роста (Турецкая, Кефели, Сарапуу, 1964), уменьшение воздухо- и водопроницаемости покровных тканей (Лысенко, 1943), переход веществ в труднорастворимую форму (Johanson, 1902) и ряд других изменений.

П. А. Генкель и Е. З. Окнина (1964) указывают, что при пе-

переходе в состояние покоя в протоплазме клеток протекают приспособительные реакции, которые связаны с изменением характера и направленности обмена веществ, ферментативной деятельности, изменением свойств протоплазмы и снижением интенсивности физиологических процессов.

Выяснение причин покоящегося состояния растений и происходящих при этом физиолого-биохимических изменений позволяет ближе подойти к выяснению значения периода покоя и составляющих его фаз в жизни растений.

Поскольку интенсивность (глубина) покоя не остается постоянной, а меняется, то методически удобно при изучении периода покоя делить его на несколько фаз.

Начальная фаза, которую предлагается называть фазой предварительного покоя, охватывает период, в течение которого обрыванием листьев удастся вызвать распускание почек в год их заложения. Эта фаза покоя почек у изученных древесных пород и плодовых деревьев приходится на первую половину вегетационного периода, заканчиваясь в основном в июле. Окончание данной фазы совпадает с завершением роста побегов в длину, заложением верхушечной почки и характеризуется полным развитием листовой поверхности. Фаза предварительного покоя обуславливается деятельностью листьев и во времени приходится на тот период в годичном цикле развития растений, когда восстановление новой листовой поверхности взамен утраченной по тем или иным причинам оказывается для растений полезным. Почки на этой фазе играют роль резервных органов, за счет которых устраняется опасность для растений остаться преждевременно без ассимиляционного аппарата.

Обрыванием листьев в фазе предварительного покоя можно вызвать образование новых нормальных листьев и побегов. Следовательно, потребность в пониженных температурах на этой фазе для дальнейшего нормального развития у многолетних растений отсутствует или слабо представлена.

С заложением и замыканием верхушечной почки совершается переход побегов в фазу глубокого покоя, которая у наших древесных растений приходится на август, сентябрь и октябрь. Основное биологическое значение фазы глубокого покоя заключается в прочном удерживании почек от прорастания в тот период, когда оно ничего, кроме вредных последствий, не принесло бы растениям. Позднее пробуждение почек привело бы к непроизводительной трате питательных веществ и тем самым истощанию растений. Поскольку внешние условия в этот период еще благоприятны для роста, то для растения оказывается необходимым предупреждать почки от несвоевременного прорастания внутренними факторами. В эту фазу обрывание листьев, а также другие известные приемы прерывания покоя (теплые ванны, эфиризация и т. д.) оказываются неэффектив-

ными. В состоянии глубокого покоя растения нельзя побудить к росту, предоставляя им для этого даже самые благоприятные условия. Внешне проявляющийся рост прекращается, тогда как процессы дифференцировки клеток и тканей усиливаются. Следовательно, происходят существенные изменения в характере использования вырабатываемых в растениях пластических веществ. В фазе глубокого покоя до листопада продолжается на довольно высоком уровне фотосинтетическая деятельность. Продукты фотосинтеза, не находя больше использования для роста, откладываются в тканях про запас. Основное значение фазы глубокого покоя, по нашему мнению, и следует видеть в накоплении запасных веществ, необходимых для формирования урожая, закладки плодовых почек, приобретения устойчивой устойчивости против неблагоприятных условий перезимовки и для последующей успешной вегетации. Подтверждением сказанному является то, что максимум в содержании основного запасного вещества, крахмала, приходится на период листопада, т. е. когда растения находятся в состоянии глубокого покоя. Накоплением запасных веществ создаются благоприятные условия для процессов дифференцировки, внешне проявляющихся в вызревании побегов и в закладке плодовых почек. Для нормального прохождения фазы глубокого покоя растения требуют воздействия пониженных температур. Считается, что для прохождения периода покоя оптимальными являются температуры в пределах от $+10$ до 0° или несколько градусов ниже нуля (-3° , -5°). По многолетним метеорологическим данным, в Эстонской ССР температура ниже 10° устанавливается во второй декаде сентября, а ниже 0° — во второй половине ноября, ниже -3° — в начале декабря и ниже -5° — в первых числах января. Следовательно, период благоприятных для прохождения периода покоя температур оказывается соответственно продолжительностью от двух до трех с половиной месяцев (в зависимости от того, какую температуру считать за нижний предел). Наиболее приспособленными к нашим условиям следует считать те растения, которые требуют для прохождения периода покоя температуру ниже $+5^{\circ}$, так как выше этой температуры возможна активизация ростовых процессов у растений, и, следовательно, резкое снижение их морозостойкости.

Пониженные температуры являются, по-видимому, ответственными за переход растений из состояния глубокого покоя в третью фазу т. н. последующего или послепокоя. В фазе послепокоя происходит снятие внутреннего тормоза роста и последний ставится все в большую зависимость от внешних условий. Заканчивается фаза последующего покоя у наших древесных растений обычно к установлению устойчивой зимней погоды. С установлением устойчивых морозов растениям уже биологи-

чески нецелесообразно сдерживать ростовые процессы за счет использования внутренней энергии, так как тот же физиологический эффект теперь достигается отсутствием во внешней среде необходимых для роста условий. За окончание фазы покоя можно условно принимать то время, когда более половины почек на ветках, перенесенных в теплое помещение, способны быстро пробуждаться к росту. В эту фазу продолжают процессы закалки растений.

Эти три фазы, вместе взятые, и составляют органический покой растений.

По данным наших определений продолжительности органического покоя, произведенных у 121 вида деревьев и кустарников, произрастающих в дендрарии Ботанического сада Тартуского государственного университета, свыше половины видов (56%) заканчивают его к середине зимы. Притом, в группу с продолжительным периодом покоя входят растения с различной морозоустойчивостью. Приведенные данные указывают на то, что продолжительность периода покоя у большинства древесных растений оказывается короче неблагоприятного осенне-зимнего периода, причем глубокий покой — фаза наиболее сильно выраженного состояния покоя — обычно приходится на осенний период. В середине зимы, когда растения обладают максимальной устойчивостью, они уже могут не находиться в покоящемся состоянии или, в лучшем случае, заканчивать его. Следовательно, период покоя и морозоустойчивость растений хотя и тесно связаны, но все же не идентичные явления в жизни растений.

Таким образом, изучение периода покоя показывает, что годовая периодичность в жизни растений — это очень сложная цепь процессов, которые осуществляются путем развития из наследственного основания под воздействием внешних условий. Первоисточник причин покоящегося состояния растений необходимо искать в тех взаимоотношениях и взаимодействиях, которые устанавливаются между растительным организмом и условиями его существования в процессе развития. Соответствующими опытами показано, что почки у древесных растений способны к распусканию в год их заложения, если своевременно будет устранено сдерживающее влияние листьев на их распускание. Природа тормозящего влияния листьев заключается не только в выработке регулирующих рост веществ, но также в ограничении водоснабжения почек. Переход растений в состояние покоя совершается с нарастанием листовой поверхности и усилением иссушающего напряжения условий внешней среды.

ЛИТЕРАТУРА

Барская Е. И., Окнина Е. З. Роль нуклеиновых кислот в процессах роста и состояния покоя почек плодовых культур. Физиология растений, т. 6, вып. 4, 1959.

- Барская Е. И., Сезонные изменения хлоропластов и вызревание древесины в связи с состоянием покоя и морозоустойчивостью древесных растений. Автореферат канд. диссертации, М., 1964.
- Бобрышева А. М., Окнина Е. З. Превращение запасных питательных веществ в цветочных почках черной смородины в годичном цикле. Физиология растений, т. 7, вып. 5, 1960.
- Букасов С. М., Воскресенская О. А., Камераз А. Я., Лехнович В. С. Культура картофеля. Ленинградск. газ.-журн. и книжн. изд., 1948.
- Генкель П. А., Окнина Е. З. Изучение глубины покоя у древесных пород для диагностики их морозоустойчивости. Методические указания. Изд. АН СССР, 1952.
- Генкель П. А. и Окнина Е. З. Состояние покоя и морозоустойчивость плодовых растений. Изд. «Наука», М., 1964.
- Гусев Н. А. Некоторые закономерности водного режима растений. Изд. АН СССР, М., 1959.
- Гюббенет Е. Р. К физиологии *Theobroma cacao* L. II. Влияние укороченного дня на рост и развитие сеянцев *Theobroma cacao* L. Бот. журн. СССР, т. 25, № 6.
- Зеленская Е. Д. Накопление и превращение углеводов, азотистых и зольных веществ в деревьях яблони. Научные труды Украинского научно-исследовательского ин-та плодоводства. Киев, 1954.
- Зёдинг Г. Ростовые вещества растений. Изд. ИЛ, М., 1955.
- Иванов С. М. Активность ростовых процессов — основной фактор морозоустойчивости цитрусовых растений. Докл. АН СССР, 22, № 5, 1959.
- Иванов Л. А. Свет и влага в жизни наших древесных пород. Докл. на 5-м ежегодном Тимирязевском чтении. Изд. АН СССР, М.—Л., 1946.
- Карпов Г. К. Влияние температуры на фазы развития и формирование цветочных почек у яблони. Сб. «Тр. Центр. генетической лаборатории им. И. В. Мичурина», т. IV, Мичуринск, 1957.
- Катунский В. М. О приспособительном значении фтопериодической реакции растений. Сб. научн. работ комсомольцев-биологов. Изд. АН СССР, М.—Л., 1940.
- Клебс Г. Произвольное изменение растительных форм. Материалы для будущей физиологии развития. В кн.: К. А. Тимирязев. Собр. соч., т. IV, Изд. АН СССР, М.
- Коломиец И. А. Биологические основы преодоления периодичности плодonoшения яблони. Сб. научн. работ Украинского н.-и. ин-та садоводства, вып. 34, 1959.
- Красавцев О. А. Флуоресценция клеток некоторых северных древесных растений в связи с их морозоустойчивостью. Сб. «Роль клеточных реакций в приспособлении многоклеточных организмов к температуре среды (тезисы докладов)». Изд. АН СССР, М.—Л., 1963.
- Кушниренко М. Д. Водный режим и засухоустойчивость плодовых растений. Кишинев, 1962.
- Лобанов Н. В. Методика изучения роста корней древесных культур при различных влажностях почвы. ДАН. СССР, 55, 7, 1947.
- Лысенко Т. Д. Ближайшие задачи советской сельскохозяйственной науки. Сб. работ в годы Великой Отечественной войны. Сельхозгиз, М., 1943.
- Максимов Н. А. О дыхании растений при температурах ниже нуля. Бот. журнал, т. 37, вып. 1, 1908.
- Мальчевский В. П. Применение искусственного света для ускорения роста и развития сеянцев древесных пород. Тр. Ин-та физиологии растений им. К. А. Тимирязева АН СССР, т. IV, вып. 1, 1946.
- Мельников В. К. Радиоактивный фосфор как индикатор физиологического состояния плодовых растений. Сб. «Физиология зимостойкости древесных растений». Изд. «Наука», М., 1964.
- Мичурин И. В. Принципы и методы работы. Соч., т. 1, Сельхозгиз, 1939.

- Мошков Б. С. Морозоустойчивость растений и фотопериодизм. Сов. субстр., т. 2, 1934.
- Нестеров Я. С. Период покоя плодовых культур. Изд. с.-х. лит. журн. и плакатов, М., 1962.
- Перк А. Я. Значение воды в периоде покоя у растений. Диссертация, Тарту, 1953.
- Перк А. О причинах вступления почек древесных пород в состояние покоя. Ученые записки ТГУ, вып. 82. Труды по ботанике V. Труды по физиологии растений. Тарту, 1960.
- Перк А. Я. Особенности водного режима древесных пород в связи с их морозоустойчивостью. Ученые записки ТГУ, вып. 101. Труды по ботанике V. Труды по физиологии растений. Тарту, 1961.
- Перк А. Период покоя и его значение в жизни древесно-кустарниковых растений. Vabariiklik konverents taimefüsioloogia ja -geneetika alal. Tallinn, 1963.
- Петровская Т. П. Состояние покоя цветочных почек древесно-кустарниковых растений. Тр. Ин-та физиологии растений АН СССР, т. 9, 1955.
- Покровский В. Н. и Меробян С. Г. Фотопериодизм и вегетация чайного растения. Сов. субтропики, № 11, 1936.
- Прокошев С. М. Глютамин и его физиологическое значение. Соц. растениеводство, сер. А, № 11, 1934.
- Проценко Д. Ф., Чикаленко В. Г. Состояние хлорофилла в изолированных пластидах различных по морозостойкости сортов яблонь. Работы Бот. сада, Киевский ун-т, № 26, 1962.
- Рахтеенко И. Н. Периоды роста активных корней древесных пород. Сб. «Биохимия и физиология растений». Минск, 1958.
- Резниченко А. Г. Биология плодовых и ягодных культур. Учпедгиз, М., 1958.
- Реймерс Ф. Э. Яровизация и стадийное развитие овощных растений. Сельхозгиз, М., 1941.
- Сакаи И. Влияние внутренних и внешних факторов на увеличение морозоустойчивости древесных растений. Сб. «Роль клеточных реакций в приспособлении многоклеточных организмов к температуре среды (тезисы докладов)». Изд. АН СССР, М.—Л., 1963.
- Сарапуу Л. П., Перк А. Я. Сезонная динамика содержания нуклеиновых кислот в побегах яблони. Сб. «2-я научн. конфер. по нуклеиновым кислотам растений (рефер. докл.)», Уфа, 1962.
- Сергеев Л. И., Сергеева К. А., Мельников В. К. Морфо-физиологическая периодичность и зимостойкость древесных растений. Изд. Башк. филиала АН СССР, Уфа, 1961.
- Сергеев Л. И. и Сергеева К. А. Цитохимические исследования древесных растений в связи с их зимостойкостью. Сб. «Роль клеточных реакций в приспособлении многоклеточных организмов к температуре среды (тезисы докладов)». Изд. АН СССР, М.—Л., 1963.
- Серебряков И. Г. Морфология вегетативных органов высших растений, М., 1952.
- Спиваковский Н. Д. Удобрение плодовых и ягодных культур. Изд. с.-х. лит. журн. и плакатов, М., 1962.
- Строганов Б. П. Роль окислительных процессов в физиологическом иммунитете растений. Сб. научн. раб. комсом.-биологов, Изд. АН СССР, 1940.
- Телчерова Л. О некоторых метаболических изменениях в конусах нарастания пшеницы при действии пониженных температур. Сб. «Роль клеточных реакций в приспособлении многоклеточных организмов к температуре среды (тезисы докладов)». Изд. АН СССР, М.—Л., 1963.
- Цельникер Ю. Л. Содержание нуклеиновых кислот в точках роста побегов у деревьев в связи с процессами роста. Сб. «Проблемы экологии и физиологии лесных растений». Л., 1963.
- Шарапов Н. И. Химизм растений и климат. Изд. АН СССР, М.—Л., 1954.

- Яркова Л. М. Изменения в содержании ростковых веществ при периоде покоя. Докл. АН СССР, т. 23, № 1, 1939.
- Bordage E. A propos de l'hérédité des caractères acquis. Detner contre Weismann. Bull. sci. Fr. et Belg., t. XLIV, 7-me sér., v. II, 1910.
- Gassner G. Ruheperioden. Handwörterbuch der Naturwissenschaften, Bd. 8, 1933.
- Goster Ch. Zur Anatomie und Physiologie der Zuwachssonen und Jahresringbildung in den Tropen. Ann. Jardin bot. de Breitenzorg, vol. 37, 1927.
- Guthrie J. D. Changes in the glutathione content of potato tubers treated with chemicals that break the rest period. Contr. Boyce Thomps. Inst., 5, Nr. 3, 1933.
- Joannsen W. Über Rausch und Betäubung der Pflanzen mit Berücksichtigung der besonderer sogenannten Ruheperioden. Naturwiss. Wochenschr., Nr. 9, 1902.
- Kessler W. Über die inneren Ursachen der Kälteresistenz der Pflanzen. Planta, Bd. 24, Nr. 2, 1935.
- Lakon G. Die Beeinflussung der Winterruhe der Holzgewächse durch die Nährsalze. Ztschr. Bot., 4, 1912.
- Leopold C. Auxins and plant growth. University of California Press., 1955.
- Marré E. and Arrigoni O. Metabolic reaction to auxin. 1. The effects of auxin on glutathione and the effects of glutathione on growth of isolated plants parts. Physiol. plantarum, 10, 2, 1957.
- Marré E. and Forti G. Metabolic responses to auxin. 3. The affects of auxin on ATP-level as related to the auxin induced respiration increase. Physiol. plantarum. 11, Nr. 1, 1958.
- Mitra S. K. Seasonal changes and translocation of carbohydrate materials in fruit spurs of two year old seedlings of apple. Ohio J. Sci., 21, 89, 1921.
- Mothes K. Zur Kenntnis des N-Stoffwechsels höherer Pflanzen. Planta, 12, 1931.
- Naylor J. M. Control of nuclear processes by auxin in axillary buds of *Tradescantia paludosa*. Canada J. Bot., 36, Nr. 2, 1958.
- Van Overbeek. J. Bot. Gaz., 100, 1938.
- Perk A. Viljapuude viljakandvuse bioloogias ja selle reguleerimise teoreetilist alustest. Aiandus ja mesindus, Tartu, 1963.
- Schimper A. Pflanzengeographie auf physiologischer Grundlage. Jena, 1935.
- Snow R. The young leaf as the inhibiting organ. New. Phytol., 28, 1929.
- Thimann K. V. Amer. Journ. Bot., 24.
- Volken G. Laubfall und Lauberneuerung in den Tropen. 1912.
- Went F. Biol. Zentralbl., 56, 1936.

ПОКОЙ ПЛОДОВЫХ ДЕРЕВЬЕВ И АГРОМЕРОПРИЯТИЯ ПО УПРАВЛЕНИЮ ИМ

И. М. Ряднова

Краснодарский педагогический институт

В течение последних тридцати лет обмерзания плодовых деревьев носят массовый характер и охватывают огромные районы юга СССР.

Это заставляет обратить внимание на причины низкой зимостойкости и разработать мероприятия, обеспечивающие благоприятную зимовку плодовых деревьев.

Наши исследования проводились в основном с наиболее часто повреждаемыми персиком, абрикосом и черешнями. Изучение периода покоя по поведению плазмодесм (Генкель и Окнина, 1954) показало, что в покой входят и из него выходят отдельные части независимо одна от другой. В клетках букет-

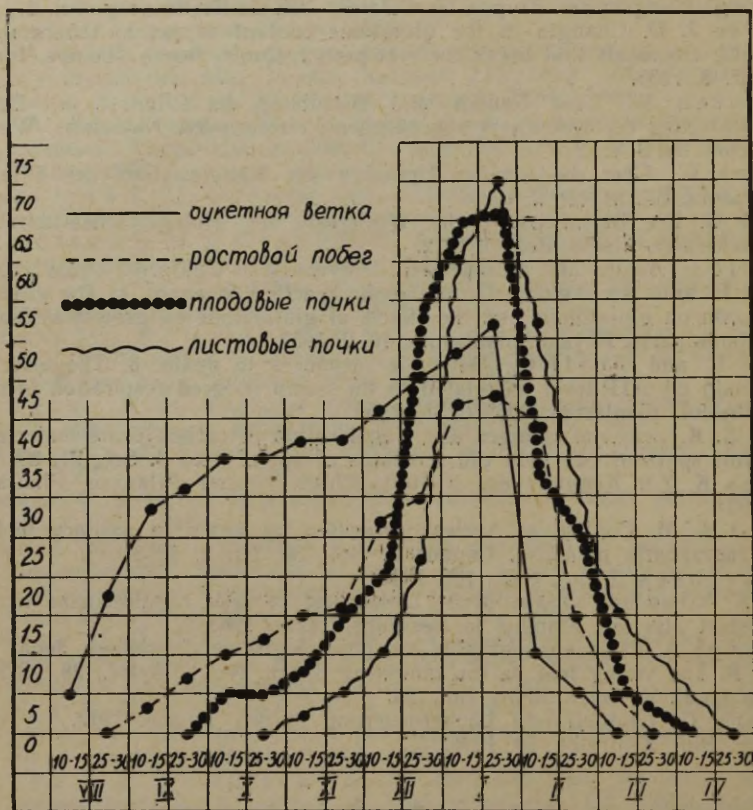


Рис. 1. Наличие клеток, не имеющих плазмодесм, у черешни в % (в среднем за 1953—1956 гг.).

ных веточек уже в августе наблюдается уменьшение числа плазмодесм. В ростовых побегах такая картина констатировалась только в сентябре (рис. 1).

Плодухи, кольчатки, букетные ветки выходят весной из покоя раньше ростовых побегов. В клетках коры штамбов черешни значительно раньше восстанавливаются плазмодесмы, чем в скелетных частях коры. Этим объясняется частое повреждение штамбов и мелких обрастающих побегов в конце зимы во время возрастных холодов.

Изучение процессов накопления и расходования питательных веществ в плодовых почках в течение зимы показало, что в начале зимы в них отсутствуют крахмал, жиры, липоиды (окраска реактивом Люголя, осмиевой кислотой, шарлахом). Пока не наступит похолодание и полностью не приостановится рост в плодовых почках, до тех пор крахмал в них обычно обнаружить не удастся. По годам сроки появления крахмала сильно варьируют, будучи тесно связаны с погодными условиями.

Основным запасным веществом у плодовых деревьев является крахмал. Однако о роли крахмала в формировании зимостойкости нет пока единого мнения.

Л. И. Сергеев (1953), Д. Ф. Проценко (1958), К. М. Поплавский (1950) и другие отмечают, что у менее зимостойких форм содержится в зимнее время больше крахмала.

Л. И. Сергеев и К. А. Сергеева (1956), Д. К. Дурманов (1953) и другие считают, что менее выносливы те части растения, где обнаружен гранулярный крахмал. Однако в наших исследованиях, наоборот, установлено, что накопление большого количества крахмала в условиях южной зимы способствует формированию повышенной зимостойкости. Объяснение этого факта мы находим, сопоставляя динамику крахмала с биологией зимнего развития плодовых деревьев.

В благоприятных условиях на юге почти не бывает случаев невызревания побегов к зиме и, следовательно, незавершения процесса превращения крахмала в другие защитные вещества. Тем не менее крахмал присутствует во всех частях надземной части дерева, зачастую в весьма значительных количествах. Это объясняется тем, что в течение длительного вегетационного периода плодовые деревья успевают накопить столь значительные количества запасных питательных веществ, в том числе и крахмала, что последний не может полностью превратиться в защитные вещества. Следует отметить, что в те годы, когда в побегах было обнаружено больше крахмала, тогда и жиров, липоидов и дубильных веществ содержалось в них больше.

Наличие крахмала в тканях плодового дерева зимой имеет тот биологический смысл, что он является основным веществом, расходуемым на дыхание. В теплые южные зимы процесс дыхания идет довольно интенсивно по сравнению с тем, что наблюдается в холодные морозные зимы северной и средней зоны пловодства. В связи с этим большие количества запасного крахмала прямо и косвенно свидетельствуют о более длительном периоде покоя.

В опытах мы наблюдали, что в клетках цветоложа цветочных почек с исчезновением крахмала начали появляться плазмодесмы. Это свидетельствует о начале выхода из состояния покоя и начале разрушения защитного комплекса, часть веществ которого необходима для поддержания дыхания.

В отдельных частях и тканях плодового дерева крахмал накапливается в различных количествах. Из тканей побега его больше всего в клетках древесинной паренхимы, несколько меньше крахмала в клетках сердцевидных лучей. В коровой паренхиме и сердцевине крахмала содержится значительно меньше.

Из частей цветочной почки зимой больше всего крахмала в клетках завязи, цветоложа и покровных чешуй, затем в пыльниках и меньше всего в пестике. Быстрее всего уменьшение крахмала идет в сердцевине и коровой паренхиме однолетних побегов. Очень быстро крахмал исчезает в пыльниках, пестике и завязи.

В наших опытах отмечалась достаточно четкая связь между динамикой крахмала и прохождением зимнего развития различными плодовыми породами. Наиболее быстрые темпы расходования крахмала постоянно отмечаются у деревьев абрикоса, некоторых сортов алычи, черешен. Значительно медленнее этот процесс идет у персика, вишни, сливы и особенно у яблони, т. е. у форм с более длительным покоем.

Анализы, проведенные нами, а также изучение данных других авторов позволяют сделать следующие выводы. Степень превращения крахмала в низкомолекулярные вещества характеризует глубину покоя и морозоустойчивость, а накопление больших количеств крахмала, не превратившегося в защитные вещества, способствует удлинению периода покоя в условиях теплой южной зимы.

Изучение покоя плодовых почек показало, что экологические условия мест происхождения пород и сортов определяют время отложения крахмала в почках и глубину покоя.

Так, европейские сливы создавались в условиях неустойчивых зим и в связи с этим имеют более глубокий покой плодовых почек. Они слабо реагируют на временное потепление в конце зимы. Для начала роста необходимы длительное тепло и высокие температуры $+7$, $+8^{\circ}\text{C}$. Сливы, происходящие от китайской сливы, 'Бербанк', 'Дюарт', 'Санта Роза' имеют менее глубокий покой и реагируют на менее низкие температуры — $+2$, $+4^{\circ}\text{C}$. Превращение веществ у них неглубокое, жиров и липоидов мало.

Покой почек у одного и того же сорта изучавшихся нами косточковых пород по годам заметно различается. В холодные зимы он короче, чем в теплые. После интенсивного плодоношения глубина покоя плодовых почек резко снижена.

Холодная осень, затрудняющая процессы вызревания и подготовки к зимовке, является фактором, отрицательно влияющим на зимнее развитие плодовых деревьев, значительно задерживая наступление периода покоя и ускоряя его прохождение, а, главное, формирует менее глубокий покой.

Сухая и теплая осень обеспечивает хорошее вызревание тканей дерева. Относительно холодная погода в начале зимы способствует хорошему закаливанию. Погодные условия летне-осенне-зимнего периода 1956 года благоприятствовали формированию глубокого и длительного периода зимнего покоя.

В летнюю засуху рост деревьев прекращается рано, запасных веществ накапливается мало. В результате этого фазы зимнего развития они проходят более быстро и в более ранние календарные сроки.

Избыток влаги в конце вегетации оказывает столь же неблагоприятное влияние на ход зимнего развития плодовых деревьев, как и засуха.

Различные плодовые породы и сорта неодинаково реагируют на изменения погодных условий. Более засухоустойчивые формы меньше реагируют на засуху ускорением прохождения фаз



Фото 1. Плодоношение абрикоса на вторичном приросте после летней обрезки (граница первичного и вторичного роста хорошо видна).

зимнего развития, но избыточное увлажнение у этих пород резко сказывается на глубине и продолжительности зимнего покоя. Наоборот, влаголюбивые формы очень резко реагируют на засуху более ранним завершением фаз зимнего развития, а избыточная влага меньше влияет на характер их зимнего развития.

Особенно интересно поведение в различные годы такой породы, как персик. Изучение зимнего развития цветочных почек этой породы показало, что персик резко реагирует как на засуху, так и на избыточное увлажнение. В зиму 1957/58 и 1955/56 гг. персик имел такой же период покоя, как сорта алычи, в то время как в зиму 1956/57 года персик вышел из состояния покоя позже, чем абрикос и алыча.

Наличие связи между скоростью прорастания почек и отложением крахмала дает возможность регулировать продолжительность плодовых почек различными приемами, улучшающими облиственность деревьев (удобрение, полив, обрезка).

Зимостойкость плодовых почек зависит в основном от двух сторон одного процесса, протекающих одновременно, но требующих различных внешних условий: для интенсивного роста цветков в почках — тепла и для ускоренного прохождения покоя (поступления крахмала в почки) — холода.

Состояние цветков в плодовых почках определяет их зимостойкость. Зимнее состояние цветков изменяется соответственно погодным условиям и срокам оформления их в летне-осенний период, что, в свою очередь, зависит от агротехники. Если оформление цветков летом задерживается, то зимостойкость их к концу зимы повышается. Так, у абрикосов сорта 'Краснощекий' весной 1942 года в Краснодаре на основном приросте погибло 87,3% плодовых почек, а на вторичном (развившемся летом из незимовавших почек) только 27,6% (фото 1). В совхозе «Сад—Гигант» Славянского района в зиму 1951/52 года во время мартовского похолодания на первичном (основном) приросте плодовые почки погибли полностью, а на вторичном приросте сохранилось от 23 до 31%, что дало возможность получить урожай абрикосов по 186 ц/га.

Алыча подобно абрикосу плодоносит на вторичных приростах часто обильнее, чем на мелких обрастающих веточках или первичном приросте.

В марте 1957 года было резкое похолодание до $-10,3^{\circ}\text{C}$, в результате чего погибло большое количество плодовых почек у абрикоса и алычи (табл. 1).

В суровую зиму 1953/54 года в Крымском районе сохранились плодовые почки алычи только на вторичных приростах.

Алыче и абрикосу свойственны скороплодность, высокая скороспелость и пробудимость почек, резко выраженная периодичность и многоцикличность роста побегов, хорошая побегообразовательная способность. Это навело нас на мысль применять к абрикосу и алыче летнюю обрезку.

Из агротехнических мероприятий, влияющих на покой и зимостойкость деревьев, изучались содержание почвы под черным паром, солоmistый мульч, который настился в середине апреля слоем в 10—15 см и снимался 1 сентября, полив до 1 сен-

Таблица 1

Повреждение плодовых почек на различных побегах абрикоса и алычи

Порода, сорт	% повреждения цветочных почек		
	обрастающие веточки	первичный прирост	вторичный прирост
Абрикос			
Искан-Дари	83,5	56,6	50,0
Черный абрикос № 2	48,8	75,0	35,3
Товарищ	69,7	60,8	33,3
Алыча			
Урожайная Шунтукская	42,0	52,3	19,3
Никитская желтая	83,3	64,4	55,4

тября и залужение люцерной. На участке залужения почвы люцерной колебание влажности было в пределах 15,3—23,3% на сухой вес почвы в слое 0—100 см; по мульчу влажность колебалась от 19,1 до 28,4%; по поливу — 20,8—27,5%, по черному пару — 15,9—26,2%. Амплитуда колебания влажности почвы была соответственно по задернению 8,0%, по мульчу — 10,3%, по поливу — 6,7% и по черному пару самая высокая — 11,2%.

Динамика влажности почвы показана на рис. 2.

Определение степени повреждения древесины вишни 'Евгения' морозами — 21°С в зиму 1938/39 года показало наибольшую устойчивость деревьев при мульчировании и поливе.

Накопление крахмала в тканях побегов при залужении почвы люцерной было значительно ниже, чем по всем остальным испытывавшимся системам содержания почвы в саду.

Одревеснение побегов при задернении почвы происходило быстро и рано. Высокая морозостойкость была в начале зимы, уже в декабре она резко снижалась, и во время морозов в середине зимы и в особенности в конце ее деревья, растущие при задернении, оказывались неустойчивыми.

В совхозе «Агроном» деревья черешни, растущие по задернению, отставали в росте, гибель плодовых почек зимой 1941/42 года была 167%, а урожай 68,8% от соответствующих показателей на черном пару.

У черешни сорта 'Апрелька', кроме снижения урожая на деревьях, находившихся в условиях задернения почвы люцерной, т. е. в условиях постоянной засухи, имелось большое количество деревьев, у которых отдельные, чаще нижние ветви страдали мелкоплодием. На участке, находившемся под черным паром, таких деревьев было значительно меньше, а при поливе и мульче они отсутствовали. Появление ненормальных плодов,

которые не увеличивались в размерах, рано покраснели и осыпались при малейшем прикосновении, явилось результатом повреждения древесины ветвей и в особенности плодух морозами в конце зимы.

Культивирование яблони 'Ренета Симиренко' при задержании заметно ускоряло процессы окончания роста, вызревания и укорачивало период зимнего покоя. Морозостойкость в начале зимы, как правило, была высокая, но лишь на короткий срок,

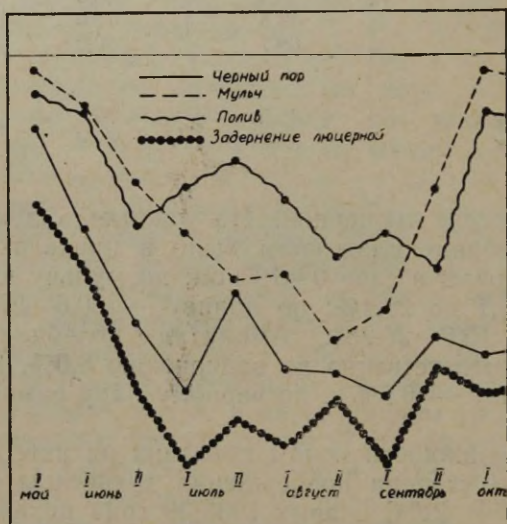


Рис. 2. Динамика влажности почвы в слое 0—100 см в саду по различным вариантам содержания почвы.

Влажность дана средняя из наблюдений по глубинам: 10; 20; 40; 60; 80 и 100 см.

и уже к декабрю резко снижалась. Мульчирование задерживало окончание роста деревьев, листопад этих деревьев затягивался, вызревание древесины было с осени слабым. Но в течение ноября-декабря степень одревеснения побегов постепенно возрастала, и к концу зимы деревья по мульчу оказывались самыми стойкими. Полив, поддерживая оптимальные условия влажности почвы в корнеобитаемом слое, способствует нормальному росту, своевременному вызреванию древесины, высокой морозостойкости после прохождения закалки и, главное, длительному сроку сохранения морозостойкости в течение зимы.

В опытах (1936—1942 гг.) с яблоней сортов 'Ренет Симиренко' и 'Ранет Шампанский', со сливой 'Анна Шпет' постоянно

отмечалась самая высокая стойкость при поливе, в особенности в засушливые годы.

В зиму 1935/36 года в саду учхоза КСХИ (Краснодар) деревья сорта 'Уэльс' не пострадали только на мульчированных делянках. В колхозе «Известия ВЦИК» Тимашевского района весной 1937 года сохранились от вымерзания плодовые почки у абрикоса в возрасте 4—5 лет благодаря мульчированию участка летом 1936 года. В колхозе «Знамя марксизма» Геленджикского района мульчирование почвы на участке сливы сорта 'Венгерка Итальянская' в течение всего лета задержало в 1938 году весенний рост деревьев на три дня. В период цветения сливы в 1938 году были сильные туманы, которые погубили цветки, и плодоношение было только на мульчированном в 1937 году участке вследствие более позднего его цветения.

Необходимо учитывать, что в агротехнике плодового сада шаблона быть не может. Поливы осенью не должны затягивать рост деревьев. Их надо прекращать в сентябре. Насколько вредны несвоевременные осенние поливы, можно видеть на примере Октябрьянского плодового совхоза Армянского консервтреста, где в 1949 году провели обильные поливы в октябре, чем затянули рост у персиков и абрикос. Деревья пошли в зиму с невызревшей древесиной и нацело вымерзли. В соседних же не орошавшихся в октябре садах погибли только плодовые почки, а деревья полностью сохранились.

При недостатке влаги в летний период у всех пород зимой часто повреждается скелетная часть деревьев. В обследованных садах большинства районов Краснодарского края наблюдались массовые ожоги и растрескивание стволов и оснований скелетных сучьев у деревьев яблонь, черешен, реже груш, слив, алычи, абрикоса, айвы при задернении почвы, но они полностью отсутствовали при мульчировании и поливе.

Деревья, растущие по задержанию, как правило, заканчивают рост очень рано, в августе они уже вступают в покой, но выходят из него рано и сильно повреждаются в конце зимы. Например, вишня 'Владимирская' в совхозе «Агроном» в зиму 1951 и 1952 г. рано заканчивала рост и при морозе в $-14,8^{\circ}$ 19/II 1951 г. потеряла 76%, а 9/III 1952 г. при $-9,8^{\circ}$ погибло 82% плодовых почек.

Внесение минеральных удобрений в ноябре месяце повышало зимостойкость плодовых почек и урожайность персиков.

При внесении минеральных удобрений рост деревьев персика усиливается, закладка плодовых почек запаздывает на большой срок, в результате зимой имеются плодовые почки с различной зимостойкостью, часть из них оказывается наиболее стойкой в конце зимы и урожай повышается.

В Лабинском совхозе при сочетании удобрения и полива по-

сле очень суровой зимы 1955/56 года был получен урожай слив 173 ц/га, а отдельные звенья получили даже по 293 ц/га.

Большое значение в повышении зимостойкости и урожайности имеют зеленые удобрения (сидераты). Лучшими сидератами для засушливых условий всего юга, в особенности в неорошаемых хозяйствах, являются озимые горохи — пелюшка (австрийский горох). При посеве в конце сентября — начале октября и запашке 10—15 мая получается зеленой массы не меньше 34—40 тонн на гектар, что заменяет внесение 20—22 тонн навоза.

Урожайность сливы 'Ренклода Альтана' в саду Опытной селекционной станции ВИР в г. Крымске повысилась по сидерату в среднем на 27%.

Общее состояние деревьев после суровой зимы 1955/56 года на участках сидерации было хорошее. Деревьев с отмирающими скелетными ветвями по пелюшке было 8,7%, а по черному пару 25,6%.

В целях повышения зимостойкости косточковых плодовых пород рекомендуем: внесение удобрений, полив, мульчирование, летнюю обрезку, а также все приемы, улучшающие рост плодовых деревьев и в связи с этим задерживающие процесс оформления плодовых почек, способствующие более глубокому покою в особенности в конце зимы, когда плодовые деревья чаще всего повреждаются даже небольшими морозами.

ЛИТЕРАТУРА

- Генкель П. А., Окнина Е. З. Диагностика морозоустойчивости растений по глубине покоя их тканей и клеток. Изд. АН СССР, 1954.
Дурманов Д. Н. Некоторые физиологические особенности различных по зимостойкости сортов яблони. Автореферат канд. дисс., 1963.
Поплавский К. М. Динамика запасного крахмала у яблони. Тр. Плодоовощного ин-та им. И. В. Мичурина, т. VI, 1950.
Проценко Д. Ф. Морозостойкость плодовых культур СССР. Киев, 1958.
Сергеев Л. И. Выносливость растений. М., 1953.
Сергеев Л. И. и Сергеева К. А. О роли крахмала при повреждении растений морозами. Бюл. Главн. бот. сада, в. 25, 1956.

ОБ УСЛОВИЯХ ФОРМИРОВАНИЯ УСТОЙЧИВОСТИ ЯБЛОНИ К НЕБЛАГОПРИЯТНЫМ ФАКТОРАМ

В. В. Гриненко, Е. Г. Бютнер, Ю. С. Бондарева, И. И. Стеценко

Северо-Кавказский зональный научно-исследовательский институт
садоводства и виноградарства

На Северном Кавказе, с его многообразием и контрастностью условий, не везде и не всегда биологические требования яблони находятся в соответствии с факторами внешней среды. Отсутствие такого соответствия приводит к нарушению корреляции

между отдельными звеньями обмена веществ. Следствием обратимых нарушений является снижение биологической продуктивности растения. Глубокие, необратимые нарушения вызывают гибель растения. Явления устойчивости и продуктивности функционально зависимы.

Оптимальные условия в пределах Северного Кавказа для яблони складываются в предгорьях Кабардино-Балкарии (Нальчик) с умеренным климатом и плодородными почвами. На Черноморском побережье, в западной его части (Анапа), лимитирующим фактором является слишком высокая для яблони температура. В центральной части Краснодарского края (Краснодар), в зоне с относительно засушливым летом, летние депрессии ассимиляционного процесса и торможение цикла приспособительных процессов препятствуют формированию устойчивости и определяют возможность повреждений в зимний период. В этой зоне часты повреждения штамба и скелетных ветвей у широко распространенного стандартного сорта яблони 'Ренета Симиренко', при полной сохранности однолетних побегов и почек. Сорт 'Кальвиль снежный' таких повреждений не имеет.

Исследования процесса формирования устойчивости растений к неблагоприятным факторам в контрастных эколого-географических условиях (Гриненко, 1961) показали, что способность растения к мобилизации защитных механизмов проявляется в изменении легкости отдачи воды клетками, вследствие структурной перестройки элементов клетки (Лебедев, 1963) и ограничения свободного передвижения молекул воды. Для более стойких растений нужно большее напряжение повреждающих факторов, вызывающее перестройку. В начале вегетации, при благоприятных условиях, различия в физиологических функциях этих сортов не наблюдается. Но уже на первое проявление элементов засухи реакция сортов не одинакова (табл. 1).

'Кальвиль снежный' легко переносит указанную в табл. 1 степень напряженности факторов. У него свободно обменивается

Таблица 1

Состояние воды в листьях яблони сортов 'Ренет Симиренко' и 'Кальвиль снежный' (июль 1961 г., Краснодар)

сорт	Содержание различных форм воды в % от общего содержания					
	свободн. вода	связан- ная вода	осмоти- чески связан- ная вода	структ. связан- ная вода	температ. воздуха (в °C)	относит. влаж- ность воздуха
Ренет Симиренко	16,27	83,73	32,95	50,78	25	52
Кальвиль снежный	51,46	48,54	38,57	9,97	25	52

ся вода. Гипертонический раствор сахарозы с сосущей силой в 64 атмосферы может отнять более половины содержащейся в тканях воды. При этом только 9% воды удерживается биокolloидами. 'Ренет Симиренко' более чувствителен. Клетки листьев прочно удерживают воду, главным образом за счет структурного связывания (50% содержащейся в тканях воды). Силой в 64 атм. удается отнять лишь небольшую часть воды (16,3%).

Всякое сокращение водообмена обычно снижает физиологическую активность растений (Максимов, 1952; Петин, 1952), что полезно в конце вегетации, но ослабляет синтез органиче-

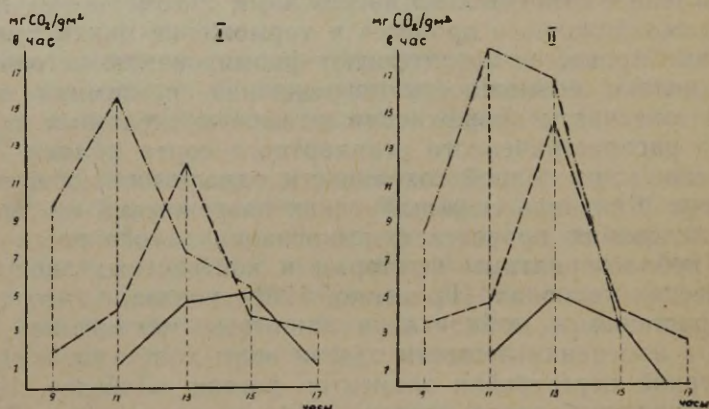


Рис. 1. Суточные изменения интенсивности фотосинтеза (мг CO₂ на дм² в час) у яблони в разных зонах.

— Кrasnodar, — · — · — Анапа, - - - Нальчик.
I — Кальвиля снежный; II — Ренет Симиренко

ских соединений в середине вегетационного периода. У 'Кальвиля снежного' фотосинтез не угнетается, в течение всего дня листья интенсивно ассимилируют. Дневной депрессии фотосинтеза не наблюдается. У 'Ренета Симиренко' происходит явное угнетение фотосинтеза (рис. 1) с падением его в дневные часы ниже компенсационной точки. В зонах с достаточным увлажнением (предгорья Кабардино-Балкарии и Черноморское побережье) этой депрессии не наблюдается. Однако в Кабардино-Балкарии в качестве лимитирующего фактора выступает повышенная влажность при умеренной температуре. Здесь уровень фотосинтеза снижен по сравнению с Черноморским побережьем. Оптимальные условия в этой зоне устанавливаются в августе, когда интенсивность ассимиляции доходит до 15—20 мг CO₂ в час на дм² листовой поверхности. В этот период напряженность всех элементов засухи в Краснодаре вызывает резкую депрессию физиологических процессов. Процессы окисления и де-

гидратации сопровождаются освобождением воды, которая быстро испаряется. Интенсивность транспирации от 700—800 мг в предыдущий период доходит до 1200 мг у 'Кальвилья снежного' и 1345 мг у 'Ренета Симиренко'. Такое интенсивное испарение воды не может предохранить лист от перегрева. Температура освещенных солнцем листьев поднимается до 38°, намного превышая критический порог. Даже внутри кроны нагревание доходит до 34°. Активность хлоропластов подавлена. Фотосинтез остается выше компенсационной точки только в утренние часы (1—3 мг CO₂ в час на дм²). Все остальное время дня ас-

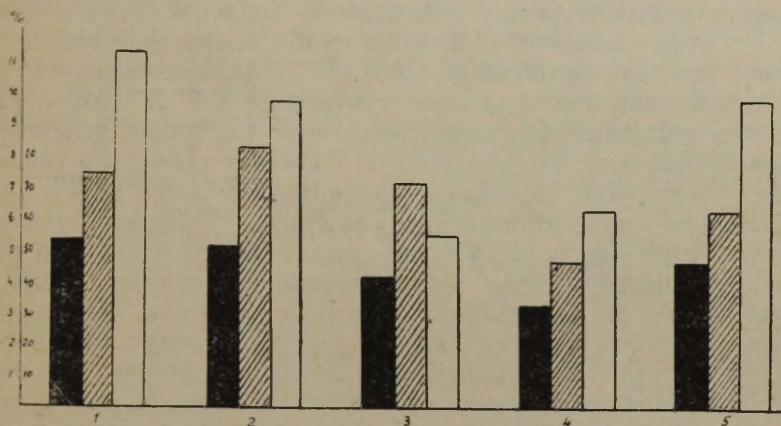


Рис. 2. Накопление запасных веществ и состояние воды в кольчатках и штамбе яблони в разных зонах.

- Краснодар; ▨ Анапа; □ Нальчик.
 1, 2, 3 — кольчатки; 4, 5 — штамб.
 1 — содержание крахмала (в % к абс. сух. вещ.);
 2 — содержание белков (в % к абс. сух. вещ.);
 3 — связанная вода (в % от общего ее содержания при водоотнимающей силе 64 атм.);
 4 — содержание крахмала;
 5 — связанная вода (в % от общего ее содержания).

симиляционно-диссимиляционный баланс проходит с отрицательным знаком, в результате чего к концу вегетационного периода ткани древесины и коры яблони в Краснодаре оказываются заметно беднее запасными веществами, чем в двух других зонах (рис. 2). О задержке синтеза высокомолекулярных соединений под влиянием засухи можно судить по связыванию в белках лишь 33% азота, остальная часть его представлена небелковыми соединениями. В Анапе в белковой фракции нахо-

дится более половины азота, а в Нальчике почти весь азот представлен белком. В соответствии с этим находится и степень ограничения подвижности молекул воды. Менее всего этот процесс ограничен в Краснодаре — до 70—80% воды может быть отнято гипертоническим раствором сахарозы с сосущей силой в 64 атмосферы. При этом только 2% воды удерживается биокolloидами. У 'Кальвиля снежного' в аналогичных условиях удерживается половина воды. На долю воды, удерживаемой коллоидами, приходится 30%. Различий в осмотическом поглощении воды в зональном разрезе почти нет. Основные различия относятся к структурному связыванию воды. У 'Ренета Симиренко' в этом процессе участвуют слабо гидратированные соединения (степень гидратации 0,05). У 'Кальвиля снежного' степень гидратации биокolloидов составляет 0,5. В этот период основные защитные функции выполняют коллоиды углеводной природы. Известно, что крахмал не обладает прочными связями с молекулами воды. Эти связи сравнительно легко нарушаются при усилении водоотнимающего фактора. Предшествующими работами с рядом культур было показано, что подобного рода защитное приспособление используется растениями лишь на первых порах. В дальнейшем защитные функции переходят к белкам протоплазмы. Запаздывание в перестройке обмена веществ вследствие продолжительной летней депрессии, задержка активного оттока метаболитов в штаб до периода, когда передвижение веществ затруднено обособлением протопласта клеток (Генкель, Окнина, 1952), имеет, по-видимому, решающее значение в неустойчивости и повреждаемости штаба в зимний период. Продукты ассимиляции остаются в кольчатках, почках и однолетних приростах, обеспечивая им успешную закладку и устойчивость. Биокolloиды однолетнего прироста и кольчаток 'Ренета Симиренко' отличаются более высокой термостойкостью. Температурные пороги дегидратации, определяемые электролитически после термостатирования тканей в бидистилляте, смещены у сорта 'Ренет Симиренко' в зону более высоких температур. После понижения температуры до -21° в январе, термический порог дегидратации у 'Ренета Симиренко' лежит в зоне 57° , у 'Кальвиля снежного' — в зоне $53-55^{\circ}$. В феврале первые термические пороги совпадают, но последующие отличаются на 7° (65° и 58°).

Смягчение остроты несоответствия между потребностями растения и условиями может быть достигнуто разными путями воздействия на корневое и воздушное питание растений. Одной из таких возможностей в плодоводстве является обрезка. Физиологическая ее роль двояка: с одной стороны, влияние на фотохимическую фазу фотосинтеза за счет изменения условий поглощения солнечной радиации; с другой стороны, перераспреде-

ления ассимилятов между вегетативными и репродуктивными органами.

Плодовые насаждения с принятым в садоводстве редким размещением деревьев на площади и большой загущенной внутри кроной с точки зрения использования падающей солнечной радиации представляют собой одну из самых несовершенных оптических конструкций. Большие потери радиации, падающей на незанятые листовым пологом междурядные пространства; небольшая доля использования ее листовым аппаратом, расположенным внутри кроны; ингибирование фотосинтетической деятельности периферийных листьев избытком радиации в дневные часы, — все это в значительной мере снижает коэффициент полезного использования солнечной энергии. Разница в освещенности листьев периферийной и расположенной внутри кроны листовой поверхности крайне велика. В утренние часы она разнится в 10 раз, а дневные — в 30—35 раз (85—88 тыс. люксов на периферии и только 3—2,5 тыс. люксов внутри кроны). Внутренняя часть кроны у таких деревьев, как правило, бесплодна. Все плоды размещаются на периферийных плодовых органах. Возможно, что помимо прямого недостатка света имеет значение его качественный состав, так как падающий внутрь кроны рассеянный свет содержит относительно больше коротковолновых лучей, несущих меньший запас энергии, и может иметь место недостаток длинноволновой радиации — наиболее фотосинтетически активной части спектра. Пространственное расположение листьев в посевах и насаждениях с созданием наиболее совершенной конструкции поглощающего солнечную радиацию аппарата — это один из наиболее сложных вопросов (Ничипорович, 1961, 1963), связанный с многими факторами. Он может в значительной мере корректироваться как условиями внешней среды, так и внутренними процессами растительного организма, особенно у многолетних древесных растений. Обрезку и формирование кроны плодовых деревьев следует рассматривать как способ создания оптико-физиологических систем насаждений, предназначенных для наиболее полного поглощения солнечной радиации с наиболее высоким коэффициентом ее использования. Специальная обрезка с уменьшением объема кроны, снижением ее до 4—4,5 метров и осветлением внутренней затененной ее части, разрабатываемая и успешно применяемая Н. П. Донских (1961) в садах Кабардино-Балкарии, изменяет условия работы листового аппарата. Разница между освещенностью листьев периферийной и внутренней частей кроны заметно сглаживается и попадающая внутрь кроны солнечная радиация усиливается в 4—10 раз (табл. 2).

Естественным результатом такого способа формовки кроны является повышение ассимиляционной активности листьев внутри кроны. Однако это не единственное следствие изменения

Таблица 2

Степень освещенности листьев в разных частях кроны плодовых деревьев
(август 1963 г., Кабардино-Балкария)

Варианты	Освещенность (в тыс. люкс.)				
	часы				
	9	11	13	15	17
Контрольное плодонос. дерево: периф. часть	55	88	88	85,5	6,3
внутрен. часть	5	12,5	10	7,5	2,9
Контрольн. неплодонос. дерево: периф. часть	55	88	88	85,5	6,3
внутрен. часть	55	7,5	2,5	5	2,4
Специальн. обрезка: периф. часть	5	88	88	85,5	6,3
внутрен. часть	12,5	25	25	20	4,4

условий поглощения солнечной радиации. Уменьшение внутренней затемненной части кроны и вовлечение ее в активный обмен повышает общую фотосинтетическую активность всех ассимили-

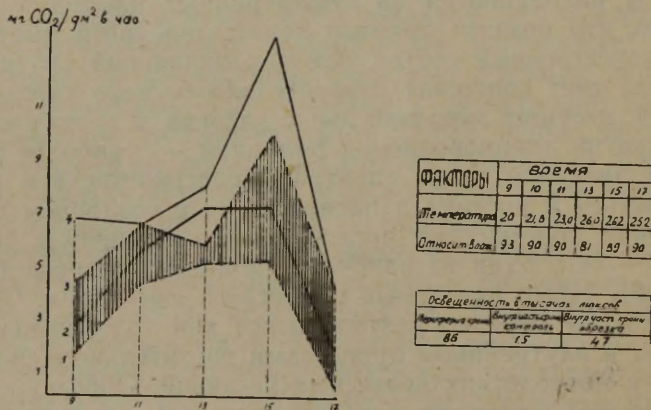


Рис. 3. Суточные изменения интенсивности фотосинтеза (мг CO_2 на дм^2 в час) у обрезанных и контрольных деревьев яблони в разных частях кроны.

- 1 ——— контроль, внутренняя часть кроны;
2 ——— контроль, периферийная часть кроны; 3 ——— обрезка, внутренняя часть кроны;
4 ——— обрезка, периферийная часть кроны.

рующих органов плодового дерева (рис. 3). Активизируются процессы роста и новообразований органов. У обрезанных деревьев увеличивается количество и размер листьев и общая ассимиляционная площадь как во внутренней части кроны, так и на периферии (табл. 3).

Таблица 3

Количество и площадь листьев у яблони в зависимости от типа обрезки

Показатели	Специальн. обрезка		Контроль неплод. дерева		Контроль плод. дерева	
	внутрен. часть кроны	периф. часть кроны	внутрен. часть кроны	периф. часть кроны	внутрен. часть кроны	периф. часть кроны
Количество листьев	364	698	328	547	287	309
Площадь листьев	32 760	62 320	23 025	3 839	17 428	18 765

Возрастание фотосинтетического потенциала плодового дерева с оптимальным ходом роста площади листьев под влиянием обрезки увеличивает результаты ассимиляционной деятельности растения.

Приблизительные подсчеты суммарного фотосинтеза равных секторов кроны, проведенные в 1963 г. на сорте 'Мантуанер', у контрольных и обрезанных деревьев устанавливают значительную разницу (табл. 4).

Таблица 4

Суммарный фотосинтез листьев различных секторов кроны (в мг CO_2 в час)

Варианты	Дата	Внутрен. часть кроны		Периф. часть кроны	
		максимум	минимум	максимум	минимум
Контроль	21/VII	3 910	1 679	9 216	1 843
Обрезка		5 559	2 655	13 627	2 907
В % от контроля		142	158	147	157
Контроль	15/VIII	6 969	2 323	15 513	1 943
Обрезка		12 164	8 534	31 776	21 100
В % от контроля		174	367	204	в 10 раз

В июле, независимо от положения листьев в кроне, интенсивность суммарного фотосинтеза, рассчитанная на весь листовой аппарат сектора с учетом разной интенсивности фотосинтеза внутренних и периферийных листьев, увеличивается в связи с обрезкой в полтора раза.

В августе, при напряженном температурном и световом режиме, разница максимальной величины интенсивности фотосинтеза у обрезанных деревьев превышает в 1,7—2 раза разницу у контрольных деревьев. Изменение микроклимата внутри кроны смягчает депрессирующее его действие и сближает величины

дневных максимумов и минимумов. У обрезанных деревьев минимальные величины интенсивности фотосинтеза в дневные часы внутри кроны составляют более 70%, у контрольных только 33% от максимальной величины и 12% на периферии. Естественно, что равномерность суточного хода интенсивности фотосинтеза повышает степень продуктивности работы листового аппарата и определяет более высокий уровень фотосинтетической активности плодового дерева. Следовательно, специальная обрезка со снижением и ограничением кроны плодового дерева создает более совершенную функциональную структуру, обеспечивающую повышение коэффициента использования падающей на растение солнечной радиации. Потери на теплоотдачу листа сокращаются. Температурный градиент периферийных листьев контрольных деревьев доходит при 38° до +1,1—1,4°, у обрезанных деревьев температура листа выше температуры воздуха только на 0,9—0,4° на периферии и на 0,3° внутри кроны.

Учитывая решающее значение в формировании урожая радиационных и энергетических режимов насаждений (Ничипорович, 1960), положительный эффект от этого приема основан на практическом использовании данного принципа.

В этих условиях создаются благоприятные предпосылки для формирования устойчивости яблони за счет активного притока метаболитов к запасующим органам. Изменение продуктивности зоны листового аппарата меняет характер плодоношения яблони. У обрезанных деревьев плодовые почки размещаются как на периферии, так и во внутренней части кроны. Создаются предпосылки для чередования плодоношения кольчаток и ежегодной закладки цветочных почек.

Резюме

Отсутствие соответствия между биологическими требованиями растения и условиями внешней среды в отдельные этапы онтогенеза вызывает нарушение корреляции в организации обмена веществ отдельных органов растения и не обеспечивает условий для формирования устойчивости. Нарушение водообмена, подавление фотосинтеза, изменение направления использования ассимилятов как следствие депрессирующего влияния элементов засухи, лимитирует процесс подготовки и закалки растения и является причиной снижения устойчивости и наличия повреждений в зимний период. Создание более совершенной структуры насаждений и кроны плодового дерева, обеспечивающей более полное поглощение солнечной радиации и повышение коэффициента полезного ее использования, создают благоприятные предпосылки для формирования устойчивости растения к неблагоприятным факторам.

Снижение несоответствия между условиями среды и биологическими требованиями растения, достигаемое специальными приемами, восстанавливает ритмичность и согласованность процессов обмена веществ, повышает устойчивость и продуктивность растения.

ЛИТЕРАТУРА

- Генкель П. А., Окнина Е. З. Диагностика морозоустойчивости растений по глубине покоя их тканей и клеток. Методические указания. Изд. АН СССР, 1954.
- Гриненко В. В. Изменение водного режима как приспособительная реакция растений. Сб. Водный режим растений в засушливых районах СССР. Изд. АН СССР, М., 1961.
- Донских Н. П. Ускорение плодоношения плодовых насаждений. Кабардино-Балкарское книжное изд., Нальчик, 1961.
- Лебедев Г. В., Сабинаина З. Д., Чучкин В. Г. Состояние воды в растительной клетке. О подвижности коллоидной и кристаллически связанной воды. Физиология растений, т. 10, в. 1, 1963.
- Максимов Н. А. Избранные работы по засухоустойчивости и зимостойкости растений, т. 1, изд. АН СССР, 1952.
- Ничипорович А. А. О путях повышения продуктивности фотосинтеза растений в посевах. Сб. Фотосинтез и вопросы продуктивности растений. Изд. АН СССР, 1963.
- Ничипорович А. А., Строганова Л. Е., Чмора С. Н., Власова М. Н., Фотосинтетическая деятельность растений в посевах. Изд. АН СССР, М., 1961.
- Петинов Н. С. Современное состояние и пути дальнейшего развития научно-исследовательских работ по орошению и теории водного режима сельскохозяйственных растений. Сб. Биологические основы орошаемого земледелия. Изд. АН СССР, 1952.

ФИЗИОЛОГИЯ ЦВЕТОЧНЫХ ПОЧЕК ПЛОДОВЫХ РАСТЕНИЙ В СОСТОЯНИИ ПОКОЯ

Е. З. Окнина, Т. Н. Пустовойтова

Институт физиологии растений им. К. А. Тимирязева АН СССР

Одним из многочисленных факторов, обеспечивающих урожайность плодовых растений, является устойчивость цветочных почек к осенне-зимним условиям. Формирование цветочных почек начинается летом предшествующего года цветения с образования меристематической ткани и кроющих чешуй листовой природы. Развитие почек происходит на фоне интенсивного притока всех необходимых для дифференциации почек питательных веществ, поступающих из листьев и корней. Меристематические ткани богаты нуклеиновыми кислотами, в них осуществляется активное митотическое деление клеток.

К сентябрю зачатки цветков заметно разрастаются, и дальнейший рост их идет вплоть до поздней осени. Митотическое деление клеток раньше прекращается в оси соцветия и кроющих

листьях. Последние редкие митозы отмечены в конце октября. С осени намечаются будущие цветоножки. В октябре зачатки цветка заложены, но без половых элементов. Пыльца и зародышевые мешки образуются весной (рис. 1). Прекращение роста и переход в состояние покоя клеток цветочных почек сопровождается изменением свойств протоплазмы, ее обезвоживанием, образованием на ее поверхности липоидов и дубильных веществ, разобщением плазмодесм и обособлением протоплазмы (рис. 2) (П. А. Генкель и Е. З. Окнина, 1954; Е. З. Окнина, 1948; Е. З. Окнина и Е. И. Барская, 1957; И. М. Ряднова, 1960; А. М. Бобрышева и Е. З. Окнина, 1961).

Образующиеся липоиды блокируют протоплазму, что сопровождается снижением ее проницаемости и набухаемости. Снижение степени набухаемости протоплазмы, определяемой по времени наступления колпачкового плазмолиза, служит критерием для суждения о глубине покоя и морозоустойчивости. Отложенный в запас крахмал, особенно в клетках сердцевины почки и кроющих листьев, переходит в сахара и жиры. Жировые включения часто окружаются белком, образуя белково-липидные соединения. Чем в более глубокое состояние покоя впадают почки, тем резче выражены в их клетках приспособительные реакции. Снижается содержание нуклеиновых кислот, особенно рибонуклеиновой кислоты (Т. П. Петровская, 1954; Е. И. Барская, Е. З. Окнина, 1959; Л. П. Сарапуу, А. Я. Перк, 1962; Ю. Л. Цельникер, 1962). Уменьшается количество свободных аминокислот (табл. 1) и накапливается большое количество

Таблица 1

Содержание свободных аминокислот в цветочных почках плодовых культур

Вид и сорт	Почки в покое (январь)	Почки перед цветением (апрель)	Бутоны и цветки (май)
Яблоня Райка	Глутаминовая кислота.	Пролин, аспарагиновая и глутаминовая кислота, цистин, треонин.	Глутаминовая и аспарагиновая кислота, аспарагин.
Вишня Полевка	Пролин, серин, аргинин.	Пролин, аргинин, аспарагиновая кислота, глутатион, лизин, гистидин, валин, аланин, глутаминовая кислота.	Пролин, аргинин, аспарагин, гистидин, глутаминовая кислота.
Вишня Любская	Пролин, серин.	Пролин, тирозин, глутатион, цистин, аспарагин, гликокол, глутаминовая кислота, 2 неидентифицированные кислоты.	Пролин, тирозин, глутатион, цистин, аспарагин, гликокол, глутаминовая кислота.



Рис. 1. Дифференциация цветочных почек вишни сорта 'Любская' (1—4) и 'Полевка' (5).

1 — июль (увел. 80×); 2 — август (увел. 80×);
3 — сентябрь (увел. 80×); 4, 5 — октябрь (увел. 400×)

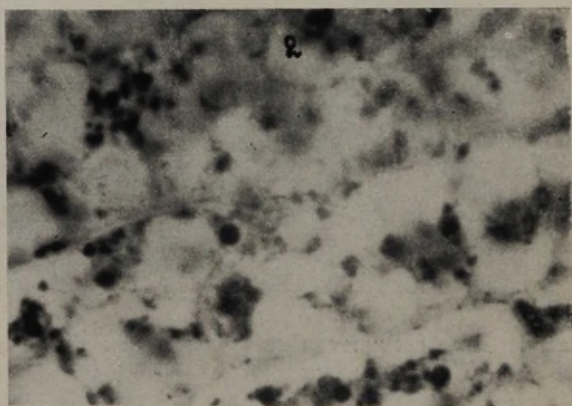
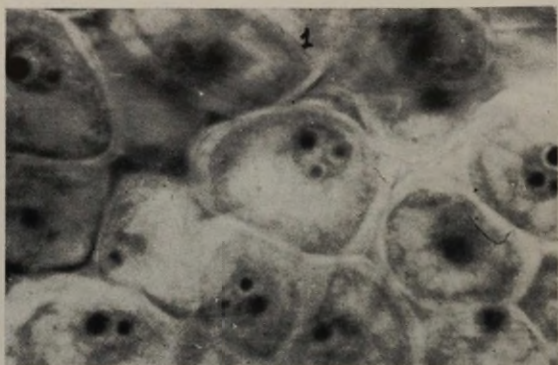


Рис. 2. Состояние протоплазмы клеток сердцевины почек вишни сорта 'Полевка'. Увел. 1800 \times .

- 1 — Клетки обособлены, состояние покоя;
- 2 — Выход из покоя, период вегетации.

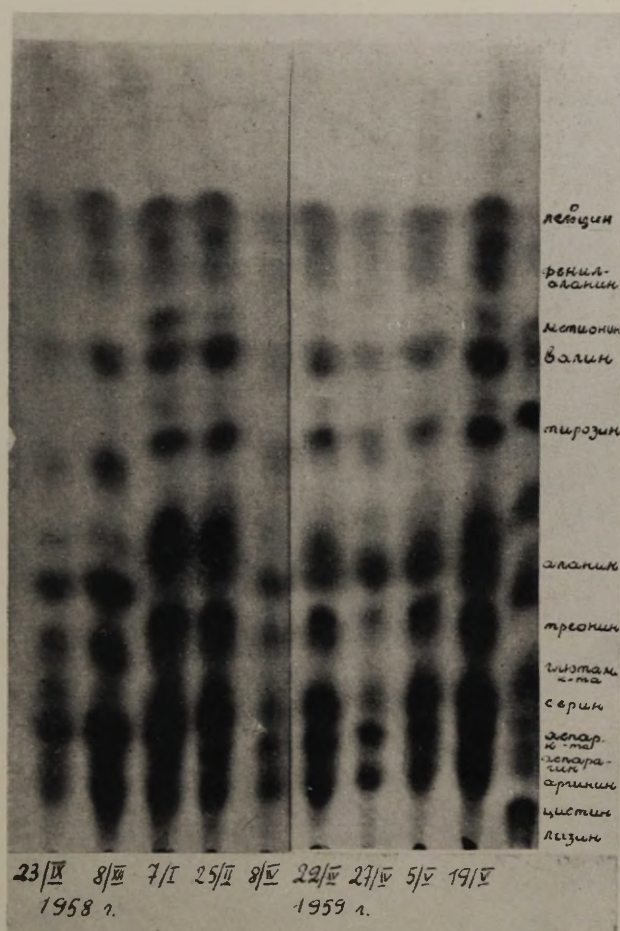


Рис. 3. Изменение содержания связанных аминокислот в цветочных почках яблони сорта 'Райка'.

связанных аминокислот (рис. 3), содержание которых определяли хроматографически в почках после экстракции свободных аминокислот и последующим гидролизом с 6н HCl (Е. З. Окнина и Т. Н. Пустовойтова, 1962).

Ферменты адсорбируются на клеточных элементах, и активность их резко падает. Резко снижается транспирация особенно после листопада. Обезвоживание тканей и снижение активности окислительных ферментов обуславливает резкое снижение интенсивности дыхания. Н. А. Максимов (1913) показал, что в состоянии покоя дыхание снижается до $1/100$ — $1/200$ от дыхания растения во время вегетации. Снижение интенсивности дыхания почек древесных растений, в том числе и плодовых, в сильной степени зависит от температуры воздуха (табл. 2) (Ф. В. Шатилов, 1950; З. Г. Ракитина, 1960).

Морозоустойчивость цветочных почек зависит от срока заложения и от степени их дифференциации осенью. Цветочные почки яблони, по сравнению с вишней, черешней, абрикосом зимуют, как правило, в менее дифференцированном состоянии и распускаются весной обычно позже, что обуславливает их более высокую морозоустойчивость. Под действием пониженных температур цветочные почки закаливаются и морозоустойчивость их повышается. И. И. Туманов и О. А. Красавцев (1959), И. И. Туманов (1960) доказали неограниченную способность древесных растений повышать морозоустойчивость при закали-

Таблица 2
Интенсивность дыхания цветочных почек яблони и вишни

Дата	Температура воздуха (°C)		Название растений	Мг CO ₂ на 1 г сырого веса в час	Сухой вес 100 почек (в г)
	до опыта	во время опыта			
15/IX 1959 г.	—5	+12	Яблоня Райка	0,303	0,801
			Вишня Полевка	0,490	0,306
			Вишня Любская	0,285	0,726
3/XI 1959 г.	+1	+8	Яблоня Райка	0,276	0,570
			Вишня Полевка	0,300	0,387
			Вишня Любская	0,269	0,812
11/I 1960 г.	—12	—14	Яблоня Райка	0,004	0,749
			Вишня Полевка	0,003	0,413
			Вишня Любская	0,000	0,806
12/II 1960 г.	—3	—7	Яблоня Райка	0,107	0,641
			Вишня Полевка	0,096	0,369
			Вишня Любская	0,113	0,832
25/IV 1960 г.	+3	+19	Яблоня Райка	1,453	1,717
			Вишня Полевка	1,249	0,768
			Вишня Любская	1,095	1,366

вании под ступенчатым действием пониженных температур. Чем более морозоустойчива порода и сорт, тем в более сложной форме откладываются запасные питательные вещества в клетках цветочных почек. Например, гидролиз крахмала у плодовых растений может происходить по-разному, в зависимости от морозоустойчивости сорта и суровости зимы: чем морозоустойчивее сорт, тем в более сложной форме образуются сахара при гидролизе крахмала (сахароза, рафиноза, стахиоза).

У морозоустойчивых сортов происходит большее накопление белков; свободных аминокислот откладывается в запас значительно меньше, чем у менее устойчивых растений.

В создании морозоустойчивости большую роль играет устойчивость липоидных слоев к обогреву; под влиянием солнечного обогрева происходит выход клеток почек, побегов и штамбов из состояния покоя и снижение морозоустойчивости. Под действием понижения температуры (особенно ночью) наблюдается повреждение растений, ведущее часто к гибели цветочных почек и появлению морозобоин на побегах и штамбах.

В длительные периоды оттепелей почки могут развиваться дальше и зимой, тем сильнее, чем менее глубоко покоем они обладают. Однако в большинстве случаев в то время происходят скрытые процессы роста, названные эмбриогенными процессами. Нами было установлено, что во время длительных оттепелей у слабо устойчивых растений и рано весной в марте-апреле в цветочных почках плодовых растений происходят процессы синтеза нуклеиновых кислот, в результате чего появляются клетки, имеющие много ядер, или ядра со многими ядрышками (Е. З. Окнина и Е. А. Барская, 1954).

При выходе почек из состояния покоя происходит набухание коллоидов протоплазмы, распад липоидов и дубильных соединений на ее поверхности, восстановление протоплазматической связи, повышение интенсивности дыхания (табл. 2).

Распад белково-липидных соединений происходит постепенно. При этом в клетках наблюдается отделение липоида от белка и появление зерен крахмала. Увеличивается содержание свободных аминокислот и растворимых углеводов и уменьшается количество связанных аминокислот в клетках цветочных почек. Естественно, что образованию крахмала в белке предшествуют промежуточные реакции и сложное биохимическое превращение белка, как-то: дезаминирование, фосфорелирование и другие реакции.

Нуклеиновые кислоты, накопившиеся в период эмбриогенного процесса, а затем образующиеся при распаде запасных питательных веществ, обеспечивают активный рост и дальнейшую дифференциацию почек, прерванную в осенне-зимний период.

Корневая система выходит из состояния покоя раньше, чем почки. Активность корневой системы в это время высокая. По-

ступающие азотистые вещества из корневой системы вступают в синтез новых белковых веществ, необходимых для образования клеток и тканей (Капля, 1961).

В апреле начинается активная дифференциация цветочных почек, которая заканчивается к маю образованием всех органов цветка. В это время в клетках органов цветка протекает предэмбриональный рост, характеризующийся образованием многоядерных клеток. Возникновение многоядерных клеток в органах цветка до цветения не только обеспечивает их бурный рост, но и служит резервом нуклеиновых кислот, которые используются во время цветения. Окончательная дифференциация цветочных почек протекает при большом содержании углеводов, свободных аминокислот (табл. 1), образующихся при гидролизе запасных питательных веществ.

Таким образом, в заключение можно отметить, что глубина покоя цветочных почек плодовых растений определяется характером изменения свойств протоплазмы, снижением физиологических процессов и степенью превращения запасных питательных веществ. Данные, полученные при изучении превращения запасных питательных веществ, свидетельствуют о существовании прямой зависимости между превращением веществ, переходом их из одной формы в другую и степенью глубины покоя. Превращение таких веществ, как крахмал, жиры, липоиды и белки происходит неодинаково у плодовых растений, обладающих различной морозоустойчивостью.

Цветочные почки морозоустойчивых сортов плодовых растений характеризуются более глубоким изменением свойств биокolloидов протоплазмы, вследствие чего они меньше реагируют на временные потепления, наступающие зимой.

В качестве диагностического признака морозоустойчивости можно вполне использовать метод определения свойств протоплазмы, ее обособление, исчезновение плазмодесм, устойчивость липоидов к обогреву, набухаемость сухого вещества почек и коры, а также степень превращения и отложения запасных питательных веществ (П. А. Генкель и Е. З. Окнина, 1954).

ЛИТЕРАТУРА

- Барская Е. И., Окнина Е. З. Роль нуклеиновых кислот в процессах роста и состояния покоя почек плодовых культур. Физиология растений, т. 6, в. 4, 1959.
- Бобрышева А. М. и Окнина Е. З. Осенне-зимнее развитие цветочных почек *Ribes nigrum* L. Ботан журн., т. 46, № 3, 1961.
- Генкель П. А. и Окнина Е. З. Диагностика морозоустойчивости растений по глубине покоя их тканей и клеток. Методические указания. Изд. АН СССР, 1954.
- Капля А. П. Направленность физиолого-биохимических процессов в корневой системе различных по морозостойкости подвоев плодовых культур. Автореферат, Киев, 1961.

- Максимов Н. А. О вымерзании и холодостойкости растений, Изв. Импер. Лесного ин-та, № 25, 1913.
- Окнина Е. З. О плазмодесмах в растительных клетках, находящихся в состоянии покоя. ДАН СССР, т. 62, № 5, 1948.
- Окнина Е. З. и Барская Е. И. Многоядерность в клетках семян и почек плодовых культур. Изв. АН СССР, сер. биол., № 5, 1954.
- Окнина Е. З. и Барская Е. И. Изучение физиологии состояния покоя и морозоустойчивости плодовых культур. Сб. статей «Памяти акад. Н. А. Максимова». Изд. АН СССР, М., 1957.
- Окнина Е. Я. и Пустовойтова Т. Н. Соотношение в содержании свободных аминокислот и аминокислот гидролизатов почек плодовых растений в зависимости от глубины состояния покоя. Тезисы докл. конф. «Пути и методы повышения стойкости акклиматизируемых растений», Киев, 1962.
- Петровская Т. П. Изменение нуклеиновых кислот в цветочных почках в состоянии покоя. ДАН СССР, т. 99, № 3, 1954.
- Ракитина З. Г. Влияние температурных воздействий на процесс дыхания древесных растений. Физиология устойчивости растений, Изд. АН СССР, М., 1960.
- Ряднова И. М. Качественные изменения в плодовых почках в зимний период. Ботан. журн., т. 45, № 10, 1960.
- Сарапуу Л. П., Перк А. Я. Сезонная динамика содержания нуклеиновых кислот в побегах яблони. II научная конференция по нуклеиновым кислотам растений. Рефераты докладов, Уфа, 1962.
- Туманов И. И. Современное состояние и очередные задачи физиологии зимостойкости растений. Физиология устойчивости растений. Изд. АН СССР, М., 1960.
- Туманов И. И. и Красавцев О. А. Закаливание северных древесных растений отрицательными температурами. Физиол. растений, т. 6, в. 6, 1959.
- Шатилов Ф. В. Зимняя гибель и условия жизни древесных растений. Автореферат, 1950.
- Цельникер Ю. Л. Обмен нуклеиновых кислот в точках роста побегов у деревьев. II научная конф. по нуклеиновым кислотам растений. Рефераты докладов. Уфа, 1962.

ГИСТОХИМИЧЕСКОЕ ИЗУЧЕНИЕ ЦВЕТОЧНЫХ ПОЧЕК АБРИКОСА В СВЯЗИ С ЗИМОСТОЙКОСТЬЮ

Т. А. Лебедева

Северо-Кавказский зональный Научно-исследовательский институт
садоводства и виноградарства

Наша задача заключалась в том, чтобы найти комплекс биохимических веществ в тканях почек, изменяющийся под влиянием понижения температуры.

По Зёдингу (1955) физиологически активные вещества ауксины способны вступать в соединение с углеводами и белками, оказывая сильное влияние на обмен веществ, на окислительно-восстановительные ферменты и, в конечном итоге, на процессы роста, активизируя их или затормаживая.

Изложенное послужило основанием для изучения локализации в тканях цветочных почек гетероауксина, белковых веществ,

свободных аминокислот и крахмала. Определение связанных ауксинов производилось по Бояркину (Цингер, 1958) в нашей модификации, белковых веществ по ксантопротеиновой реакции, свободных аминокислот по Саляеву (1961) и крахмала по Люголю (Генкель и Окнина, 1954).

Опыты проводились в 1961—1963 гг. с абрикосом, почки которого неустойчивы против колебаний температуры в конце зимы и начале весны. Под наблюдение взяли два сорта контрастной зимостойкости: 'Удачный' и выделенный Никитским ботаническим садом 'Краснощекий', принятый за стандарт, сорт западно-европейского происхождения, незимостойкий.

Биологическим методом мы установили, что с 11 сентября 1962 года по 18 февраля 1963 года почки не распускались в благоприятных условиях и находились в так называемом «зимнем покое». Начало этого периода совпадает с образованием зачатков органов цветка, конец — с оформлением цветка.

Развитие цветочных почек в осенне-зимний период у абрикоса 'Краснощекий' и локализация исследуемых веществ в них отражены на рис. 1.

На рис. 1 видно, что в фазе дифференциации «цветочная почка под общим покровом» (фиг. 1) и в фазе «выход цветочной почки из-под общего покрова с вегетативной» (фиг. 2), свободных аминокислот, белковых веществ, связанных ауксинов обнаруживается мало, на крахмал реакция была отрицательная. Такое состояние обмена веществ в почках наблюдалось при среднесуточной температуре 24° и максимальной — $37,1^{\circ}$ (в начале июля).

При снижении среднесуточной температуры до $21,7^{\circ}$ и максимальной до $33,2^{\circ}$ (в конце августа) в вегетативной почке заметно увеличилось содержание свободных аминокислот и связанных ауксинов; в будущей цветочной почке указанных веществ было меньше. Крахмал отсутствовал.

До конца августа почки медленно росли; возможно, это было связано с влиянием высоких температур и низкой относительной влажности воздуха (максимальная температура в августе доходила до $37,4^{\circ}$, а минимальная относительная влажность воздуха опускалась до 15%), а также вследствие коррелятивного торможения со стороны вегетативной почки и листьев и отсутствия пластических веществ.

Когда активные ростовые процессы закончились и прекратилось торможение со стороны вегетативной почки, среднесуточная температура воздуха снизилась до $20,2^{\circ}$, максимальная температура была $34,7^{\circ}$, а минимальная относительная влажность воздуха поднялась до 30% (в первой декаде сентября), тогда в цветочных почках начался интенсивный рост метамерных органов и они вступили в фазу «выравнивания почек», которая закончилась во второй декаде того же месяца (фиг. 3).

В цветочной почке были обнаружены в большом количестве свободные аминокислоты и белковые вещества, а в основании почки — связанные ауксины. Много связанных ауксинов нахо-

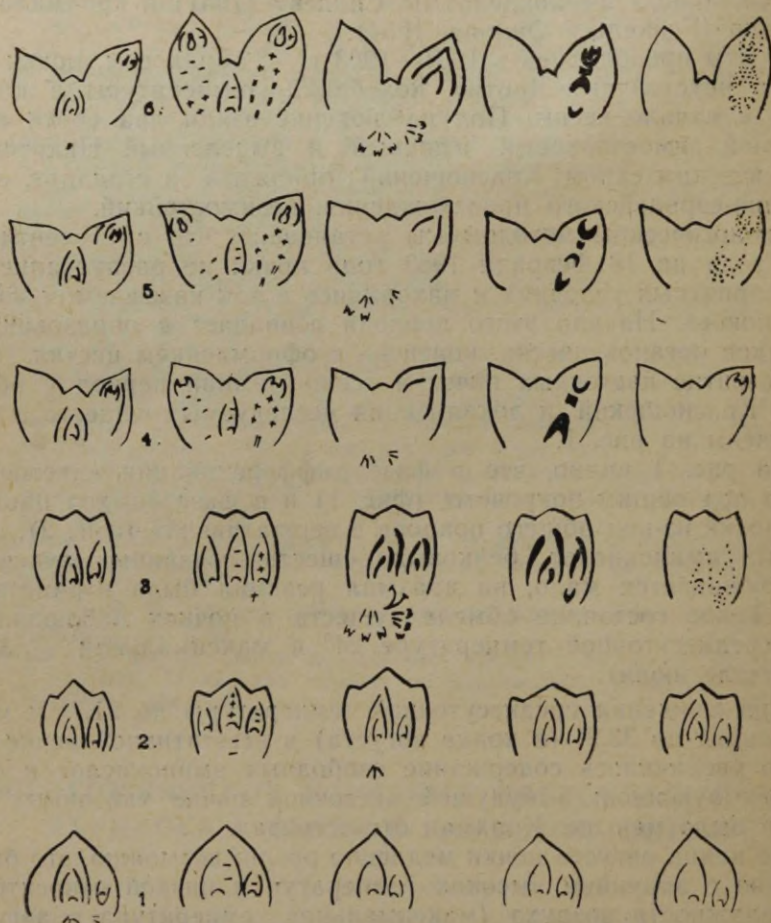


Рис. 1. Локализация веществ в цветочных почках абрикоса 'Краснощекий' в период дифференциации.

1 — 6 фаза развития

— + — свободные аминокислоты

— W — связанные ауксины

■ белки

• • • крахмал.

дилось под почкой. В течение этой фазы под точкой роста и в чешуйках накапливался крахмал, в преобладающем количестве в зоне цветочной почки по сравнению с вегетативной. Появление

в цветочной почке значительного количества крахмала и друз щавелевокислого кальция предшествовало переходу почки в фазу «образования зачатков цветка».

В эту фазу (фиг. 4) точка роста цветочной почки расширилась и появились бугорки — примордии чашелистиков и пестика. Во вновь образующихся органах было много свободных аминокислот и белковых веществ. Связанных ауксинов в основании почки и под почкой стало меньше. Реакция на крахмал была не типичная.

Этот процесс развития почки протекал при температурах среднесуточной $20,2^{\circ}$, максимальной $31,4^{\circ}$ и минимальной относительной влажности воздуха 41% (третья декада сентября).

Когда погода изменилась (среднесуточная температура упала до $16,6^{\circ}$, максимальная до $30,3^{\circ}$, минимальная до $2,8^{\circ}$, а минимальная относительная влажность воздуха была 34% (первая декада октября), тогда цветочные почки вступили в фазу формирования органов цветка (фиг. 5).

В начале этой фазы (почка справа) содержание свободных аминокислот в средней части почки увеличилось, они появились в чашелистиках и пыльниках, но в пестике отсутствовали. Содержание связанных ауксинов под вегетативной почкой возросло, но в зоне цветочной почки их было мало. В средней части почки белковых веществ стало меньше, но их содержание значительно увеличилось в чашелистиках. В заметном количестве крахмал появился у основания почки, и его можно было обнаружить также в чашелистиках.

Окончательное оформление органов цветка произошло во второй декаде февраля при среднесуточной температуре за декаду $3,5^{\circ}$, максимальной — $17,4^{\circ}$ и минимальной — $7,5^{\circ}$.

Конец фазы оформления органов цветка (фиг. 5, левая почка) характеризуется наименьшим количеством аминокислот, наличием белковых веществ в чашелистиках, в основании пестика и в пыльниках; крахмал заполняет различные ткани цветка. По-видимому, синтез высокополимерных веществ достиг кульминационного пункта и начал уменьшаться.

При дальнейшем развитии почки содержание свободных аминокислот увеличилось и они были локализованы в сосудах чашелистиков, в пыльниках и в семяпочке. Очень много их было в сосудах почки. Крахмал сначала исчезал из тканей основания почки, а затем из других тканей. Связанные ауксины находились в основании почки, а также в сосудах цветоножки и в пыльниках.

В зависимости от внешних условий и от особенностей сорта этот процесс протекает с различной интенсивностью.

Если условия благоприятны, то через 5 дней почки способны раскрываться. При отсутствии же благоприятных условий почки остаются в вынужденном покое (фиг. 6).

У почек, способных к распусканию, образуются свободные аминокислоты, дающие с проявителем голубое, синее и фиолетовое окрашивание; неспособные раскрываться почки такого многообразия окрасок не дают.

В начале осени был короткий период, когда цветочные почки, расположенные на различных частях годичного прироста абрикоса, находились в разных фазах развития. Такие почки мы заморозили, постепенно снижая температуру до -8° , чтобы выяснить их устойчивость. При таком воздействии часть почек сохранилась, но камбий прироста погиб полностью.

Полученные результаты представлены в табл. 1.

Таблица 1

Степень гибели цветочных почек на различных фазах дифференциации (в %) при замораживании 9/X 1963 г.

Фазы дифференциации	Краснощекий	Удачный
Выход из-под общего покрова	81,0	76,8
Выравнивание почек	66,7	69,2
Формирование органов цветка	38,1	43,3

По приведенным в табл. 1 данным почки наиболее устойчивы в фазе формирования органов цветка, что можно объяснить характером процессов обмена веществ, способствующих устойчивости протоплазмы, и обилием запасных пластических веществ.

Однако осенью цветочные почки сортов контрастной зимостойкости не различались между собой по устойчивости к морозу, вследствие отсутствия закаливания.

Позднее замораживание почек в фазе «формирование органов цветка» мы провели в конце декабря, полагая, что они уже приобрели закалку после установления среднесуточной температуры во второй декаде октября 1962 г. ниже 10° .

Результаты учета поврежденных почек представлены в табл. 2.

Несмотря на то, что минимальная температура в ноябре была $-0,4^{\circ}$, а в декабре $-5,7^{\circ}$, цветочные почки закалились недостаточно; замораживание 26 декабря при температуре -20° в течение часа привело к гибели у сорта 'Краснощекого' 80% почек, у сорта 'Удачный' — 45%. Последний сорт, по-видимому, лучше мобилизовал свои защитные механизмы при понижении температуры, в результате чего его устойчивость была выше, чем у 'Краснощекого'.

Наиболее высокую морозостойкость почки имели 14 января, ввиду того, что минимальные температуры, не опускавшиеся

Таблица 2

Степень повреждения цветочных почек при замораживании в 1962—1963 гг.

Сорт	Температура	26/XII	14/I	31/I	6/II	18/II	14/III	30/III
Краснощекий	—10	8,2	10,0	—	—	29,4	70,0	100
	—15	52,3	19,5	40,0	66,7	40,0	100	
	—20	80,5	35,8	87,5	97,2	91,2	—	
Удачный	—10	6,9	9,7	—	—	17,6	27,3	100
	—15	11,8	22,7	30,0	37,5	27,3	65,4	—
	—20	45,7	24,2	50,0	55,3	46,6	—	—

ниже -7° в течение 10 дней до замораживания почек, очевидно, способствовали процессу перестройки коллоидов протоплазмы в направлении повышения устойчивости к повреждающему фактору.

После 14 января зимостойкость почек заметно снизилась и продолжала уменьшаться гораздо сильнее у сорта 'Краснощекий', чем у сорта 'Удачный', как это видно из результатов анализа проб, взятых 31 января и 6 февраля. 18 февраля устойчивость почек у сорта 'Удачный' была в 1,5 раза выше, чем у сорта 'Краснощекий'. В этот срок почки обоих сортов могли распускаться и цвести при помещении их в условия оранжерей.

Замораживание 14 марта при -10° показало, что повреждение почек морозом у сорта 'Удачный' в 2,6 раза меньше, чем у 'Краснощекого'.

При замораживании почек 20 марта обнаружили одинаковую степень повреждения у обоих сортов.

По-видимому, потеря почками устойчивости находится в обратной связи с активизацией ростовых процессов, которые протекают у 'Краснощекого' при колебании температуры от $14,8^{\circ}$ до $-11,0^{\circ}$, а у сорта 'Удачный' от $16,0^{\circ}$ до $-7,5^{\circ}$ (табл. 3).

Таблица 3

Температурные условия за 10 дней до замораживания почек в 1962—1963 гг.

Температуры	26/XII	14/I	31/I	6/II	18/II	14/III	30/III
Максимальные	15,3	14,3	2,7	3,7	14,8	15,5	16,0
Минимальные	-5,7	-7,4	-17,1	-17,1	-11,0	-5,5	-7,5

Искусственное замораживание является жестким методом испытания устойчивости растительного организма и требует осторожности в оценке получаемых результатов, вследствие

большого значения скорости понижения температуры и быстроты оттаивания.

Для того, чтобы правильнее охарактеризовать степень устойчивости изучаемых сортов, мы проводили учет поврежденных почек в естественных условиях. Результаты учета приведены в табл. 4.

Таблица 4

Повреждение цветочных почек абрикоса в естественных условиях 1963 года
(в %)

Даты	Сорт	
	Красно- щекий	Удачный
21/I	33.3	16.0
25/II	70.0	45.2
6/III	76.0	85.3
14/III	30.0	16.6

Согласно приведенным данным, устойчивость сорта 'Удачный' совпадает с его характеристикой, полученной методом замораживания, за исключением даты 6 марта. В ночь на 6 марта 1963 года, после потепления, было значительное похолодание до -14° и оба сорта сильно пострадали, в последующие дни было прохладно, температура не поднималась выше 11° (табл. 5). Эти условия благоприятно влияли на восстановление обратимо поврежденных тканей.

Таблица 5

Температура за 10 дней до замораживания почек в 1963 г.

Температура	Дата			
	21/I	25/II	6/III	14/III
Максимальная	11.6	17.4	5.1	11.6
Минимальная	-22.2	-9.0	-14.5	-5.5

Проверка состояния почек 14 марта показала, что количество поврежденных почек уменьшилось у обоих сортов. Процесс восстановления поврежденных тканей у зимостойкого сорта протекал в два раза интенсивнее, чем у незимостойкого: у 'Краснощекого' количество поврежденных почек уменьшилось в 2,5 раза, у сорта 'Удачный' — в 5 раз.

Повреждение почек устанавливалось визуально. Считали почки погибшими, если на поперечном срезе ткани пестика или основания почки были бурые. Под микроскопом пострадавшие ткани были окрашены в коричневый цвет, иногда наблюдались разрывы.

Изучение состояния почки до похолодания и после в естественных условиях гистохимическим методом позволило уста-

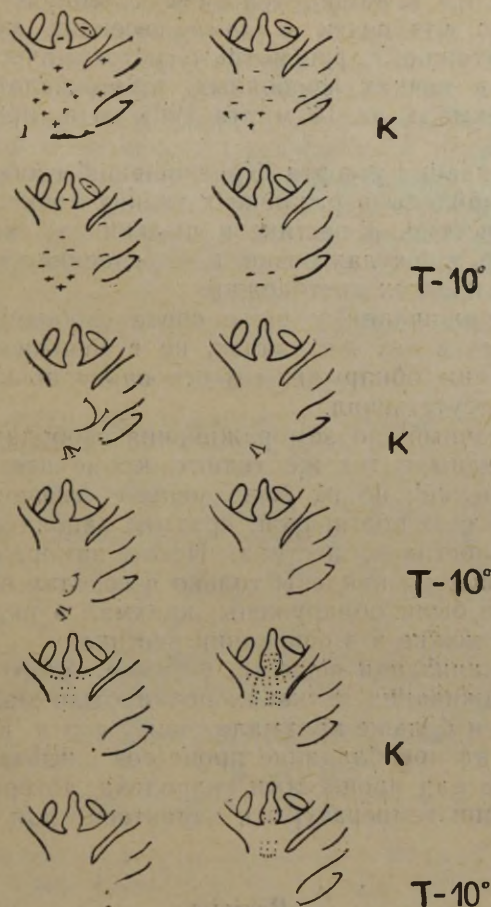


Рис. 2. Локализация веществ в почках при замораживании 14 марта 1963 г.

- 1 — Краснощекий
- П — Удачный
- К — Контроль
- Т — 10° — Температура — 10°
- + — Свободные аминокислоты
- + S — Связанные ауксины
-
- — Крахмал.
-

новить, что оно было идентично с тем, что мы наблюдали после искусственного замораживания. Направление наблюдаемых

изменений в состоянии почки под влиянием замораживания в различные сроки опыта было одно и то же.

Ввиду того, что в наших условиях колебание температуры наиболее опасно для почек в зимне-весенний период (весна 1963 г. была затяжной), рассмотрим гистохимическую картину распределения в почках свободных аминокислот, связанных ауксинов и крахмала на 14 марта 1963 года, представленную на рис. 2.

До замораживания у сорта 'Краснощекий' свободные аминокислоты были найдены в различных тканях почки: в чешуйках, в сосудистой системе, в пестике и пыльниках; связанные ауксины находились в сосудах почки, в ее основании и под почкой; крахмал был в клетках цветоножки.

После замораживания у этого сорта свободные аминокислоты находились в тех же тканях, но в меньшем количестве; связанные ауксины обнаружены в основании почки и под почкой; крахмал отсутствовал.

У сорта 'Удачный' до замораживания свободные аминокислоты локализованы в тех же тканях, кроме пестика, что и у сорта 'Краснощекий', но их было меньше; связанные ауксины находились в тканях под почкой; крахмал заполнял клетки цветоножки, чашелистиков, пестика. После замораживания свободные аминокислоты найдены только в сосудах почки; связанные ауксины не были обнаружены; крахмал в виде следов находился в цветоножке и в основании пестика.

Судя по локализации веществ, у зимостойкого сорта 'Удачный' до замораживания в тканях почки было мало аминокислот и ауксинов и больше крахмала, чем у сорта 'Краснощекий'. Это указывает на преобладание процессов синтеза высокополимерных веществ над процессами гидролиза, которое сохраняется при понижении температуры и характерно для зимостойкого сорта.

Резюме

В период так называемого «зимнего покоя» в условиях южной мягкой зимы у абрикоса происходит дифференциация цветочной почки. В местах новообразований в цветочной почке локализованы свободные аминокислоты и белковые вещества, в почке уменьшается содержание крахмала и связанных ауксинов вследствие расхода их в процессе скрытого роста.

К концу периода покоя в цветочных почках наблюдается наименьшее количество свободных аминокислот, очень много крахмала в различных тканях и органах цветка и очень мало ауксинов под почкой. Вероятно, преобладание синтетического направления превращения углеводов и азотистых веществ достигло предела. В дальнейшем в различных тканях почки уве-

личивается содержание свободных аминокислот, связанных ауксинов и уменьшается содержание крахмала, очевидно, ввиду того, что активизируются гидролитические процессы. Усиление процесса гидролиза происходит с различной интенсивностью в зависимости от внешних условий и свойств сорта. Если условия благоприятны, то почки раскрываются через 5 дней, если же необходимые для распускания условия отсутствуют, то почки удерживаются в состоянии вынужденного покоя.

По гистохимической картине локализации веществ в почке, зимостойкий сорт 'Удачный' по сравнению с незимостойким сортом 'Краснощекий' характеризуется преобладанием в зимний период синтетических процессов, сохранением синтетической активности при похолодании и активизацией гидролитических процессов весной при более высоких температурах.

ЛИТЕРАТУРА

- Бутенко Р. Г. Культура изолированных тканей и клеток растений. Вестник Академии наук СССР, № 2, 1963.
Генкель П. И. и Окнина Е. З. Диагностика морозоустойчивости растений по глубине покоя у тканей и клеток. М., 1954.
Зёдинг Г. Ростные вещества растений. Изд. ИЛ, М., 1955.
Салеев Р. К. Быстрый метод гистохимического определения свободных аминокислот в растительных объектах. Бот. оп., т. XVI, № 8, 1961.
Цингер Н. В. Семя, его развитие и физиологические свойства. М., 1958.

О ВЫЗРЕВАНИИ ДРЕВЕСИНЫ В СВЯЗИ С МОРОЗОУСТОЙЧИВОСТЬЮ НЕКОТОРЫХ ДРЕВЕСНО- КУСТАРНИКОВЫХ ПОРОД

Е. И. Барская

Институт физиологии растений им. К. А. Тимирязева АН СССР

Работами ряда авторов (Генкель и Окнина, 1948; Проценко и Полищук, 1948; Генкель и Ситникова, 1953 и др.) установлено, что морозоустойчивость древесных пород тесно связана с состоянием покоя тканей растений.

В настоящее время разработан и широко применяется микроскопический метод определения морозоустойчивости растений по глубине состояния зимнего покоя их клеток и тканей (Генкель и Окнина, 1954).

Кроме лабораторного метода до настоящего времени широко распространен также полевой метод определения готовности древесных растений к перезимовке в условиях их обитания и издавна применяемый практиками — плодоводами, лесоводами и другими. Этот метод основан, главным образом, на определении степени вызревания побегов; при этом показателями являются гибкость или ломкость побегов, а также окраска коры. Многолетний опыт специалистов, имеющих дело с древесными

растениями, позволяет им иногда безошибочно устанавливать степень подготовленности растений к перезимовке. Однако нередко случаи, когда вызревание побегов, определяемое полевым методом, у разных пород не коррелирует с морозостойкостью.

Литература по данному вопросу по существу отсутствует, за исключением единичных работ, где исследованы отдельные стороны процесса вызревания побегов и подчеркивается важность изучения его в связи с морозоустойчивостью (Проценко, 1940; Проценко и Полищук, 1948; Ряднова, 1957; Орлов, 1960; Меликан, 1960; Кондря, 1959; Мийдла, 1960).

В настоящее время назрела необходимость научной разработки полевого метода определения вызревания побегов, который в сочетании с уже имеющимся лабораторным методом диагностики состояния покоя мог бы дать практике садоводства, лесоводства и т. п. более точные данные о степени морозоустойчивости древесных пород.

Принято считать, что вызревание побегов (древесины), обеспечивающее высокую морозостойкость, связано в основном с процессом лигнификации клеточных оболочек древесины. Поэтому, приступая к изучению процессов вызревания побегов (древесины), мы поставили своей целью прежде всего провести наблюдения за формированием и лигнификацией клеточных оболочек древесины.

Были предприняты следующие основные определения в одно- и двухлетних побегах некоторых древесно-кустарниковых пород, отличающихся между собой по степени вызревания побегов и морозоустойчивости. Исследовались растения, произрастающие в условиях Москвы и Кишинева.*

В течение годового цикла в 1958—1962 гг. гистохимически изучались строение и состав клеточных оболочек древесины и других анатомических элементов.

Данные по изучению процесса лигнификации клеточных стенок при вызревании древесины опубликованы нами ранее (Барская, 1962).

В работе мы пользовались в основном двумя, наиболее характерными гистохимическими реакциями, открывающими две большие группы лигнина, по терминологии Бояркина (1934), компоненты лигнина «Ф» и «М». Флороглюциновая реакция открывает компонент «Ф», а реакция Меуле (или перманганатная) — компонент «М».

Флороглюциновая реакция. Срезы из воды помещают на предметное стекло в 2—3 капли 5% спиртового раствора флороглюцина. Через 1—2 мин. добавляют 1—2 капли 25% H_2SO_4 и накрывают покровным стеклом. Через 5—7 минут (но не позже, чем через 12—15 мин., во избежание изменения

* Большую помощь в выборе объектов и предоставлении опытного материала оказала нам старший научный сотрудник, зав. отделом дендрофлоры Кишиневского Ботанического сада АН МССР Б. Г. Холоденко, который выражаю глубокую благодарность. Искренне благодарю директора Кишиневского Ботанического сада АН МССР Т. С. Гейдеман за предоставление возможности работы в Саду.

интенсивности окраски), срезы рассматривают под микроскопом. Флороглюцин окрашивает компонент лигнина «Ф» в малиновые тона различной интенсивности.

Перманганатная реакция (Меуле). Срезы из воды помещают на предметное стекло и заливают 2—3 каплями 1% водного раствора KMnO_4 на 5 минут, затем раствор удаляют фильтровальной бумагой и срезы заливают слабой HCl (примерно 15%) до их обесцвечивания. HCl удаляют фильтровальной бумагой, здесь же на стекле 2—3 раза срезы промывают дистиллированной водой и после ее удаления наносят 2—3 капли крепкого аммиака, накрывают покровным стеклом и сразу же рассматривают под микроскопом. Оболочки, содержащие лигнин «М», окрашиваются в томатно-красные тона.

Морозоустойчивость древесины побегов определяется не только состоянием клеточных оболочек, но также и их содержанием; поэтому параллельно исследованию процесса лигнификации (одревеснения) мы изучали также динамику запасных веществ в тканях побегов в течение годовичного цикла; крахмал и жиры определялись гистохимически, а сахара — хроматографически.

Крахмал определяется с помощью раствора Люголя (1% иод в 2% растворе KJ); жиры обнаруживались после обработки срезов раствором шарлаха, который готовили следующим образом: 0,2 г шарлаха растворяют в 50 мл ацетона, затем добавляют 50 мл 70% спирта. Приготовленный таким образом раствор шарлаха отличается от обычно применяемого насыщенного спиртового раствора вполне определенной концентрацией, что повышает достоверность получаемых при его применении результатов.

Раствор хранят в склянке с притертой пробкой, для работы отливают небольшое количество в капельницу, предварительно его профильтровав. Срезы с бритвы помещают в 70% спирт на 2—3 минуты, после чего переносят в раствор шарлаха, который должен быть накрыт стеклом во избежание его испарения. Через 10 минут срезы промывают 2—3 минуты в 70% спирте и рассматривают под микроскопом в глицерине.

Проведенное исследование позволяет заключить, что понятия «вызревание побегов» и «вызревание древесины», которые обычно в практике идентифицируются, следует четко разграничить.

Под «вызреванием древесины» следует понимать совокупность двух процессов: дифференциацию клеток древесины из камбиальных клеток и их лигнификацию.

Под «вызреванием побегов» следует понимать совокупность процессов, охватывающих «вызревание древесины», опробковение (суберинизацию), физиолого-биохимические изменения коллоидов плазмы в их клетках и накопление в них запасных питательных веществ.

Изучение процесса лигнификации при вызревании побегов показало, что дифференциация древесинных клеток из камбиальных и их лигнификация наступают не внезапно, как это утверждалось ранее (Костычев, 1920 и др.), а постепенно. Притом эти процессы не всегда взаимно связаны, между ними может наблюдаться разрыв во времени. Так например, дифференциация древесинных клеток всегда сопровождается лигнификацией их компонентом лигнина «М», в то время как компонент лигнина

«Ф» может появляться несколько позже или вовсе отсутствовать.

При наблюдении поперечных срезов побегов даже при малом увеличении микроскопа обнаруживается, что в процессе созревания древесины во второй половине лета компонент «М», сопровождающий дифференциацию, появляется раньше и в большем количестве, чем компонент «Ф» (рис. 1, а, б).

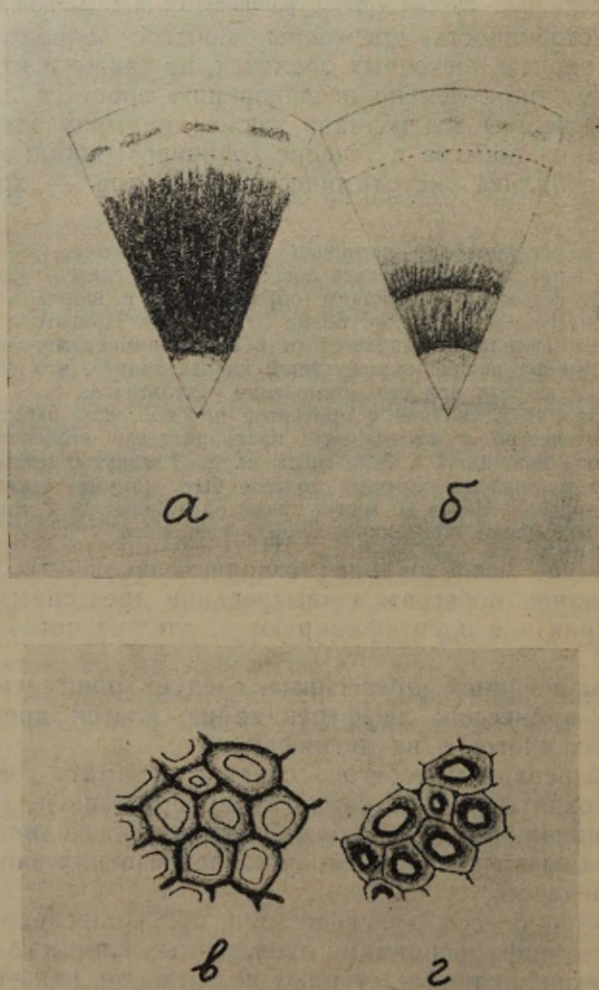


Рис. 1. Вызревание древесины (июль).

- а — кизил, перманганатная реакция;
- б — то же, но флороглюциновая реакция;
- в — яблоня, флороглюциновая реакция, ув. 10×40 ;
- г — то же, но перманганатная реакция, ув. 10×40

Обращает на себя внимание, что компонент «Ф» появляется в срединных пластинках, постепенно проникая в толщу вторичной оболочки, в то время как компонент «М» появляется со стороны содержимого клетки (рис. 1, в, г). Обнаруженное нами явление указывает на возможность существования разных путей биосинтеза лигнинов «Ф» и «М», что согласуется с предположением М. С. Бардинской (1959).

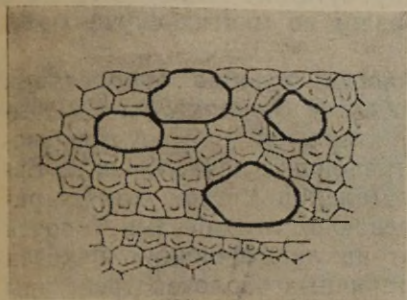


Рис. 2. Флороглюциновая реакция клеточных стенок древесины побегов дерева белого (*Cornus alba*) зимой. Компонент лигнина «Ф» в сосудах и срединных пластинках, во вторичных оболочках он отсутствует. Ув. 10×40

Обычно по мере созревания древесины эти компоненты взаимно дополняют друг друга, заполняя собою межмиецеллярные пространства вторичной оболочки, как это имеет место, например, у яблони, клена, ясеней и других растений.

Гистохимический анализ на запасные вещества показал, что в зимнее время у морозостойких пород, характеризующихся хорошей лигнификацией

древесины (морозостойкие яблони, клен остролистный, ясень обыкновенный и другие), жиры, обуславливающие, как известно, высокую морозоустойчивость, сосредоточены в значительном количестве в камбии, в то время как в тканях древесины и сердцевины они не обнаруживаются; здесь в это время присутствует крахмал.

Наблюдаются, однако, случаи, когда компонент «Ф», образовавшись в срединной пластинке, не переходит во вторичную оболочку; тогда основная масса древесины таких пород лигнифицирована только компонентом лигнина «М». Нами было установлено, что лигнины «Ф» и «М» придают клеточным оболочкам различные свойства. Наблюдения показывают, что в присутствии компонента «М» сохраняется эластичность оболочек

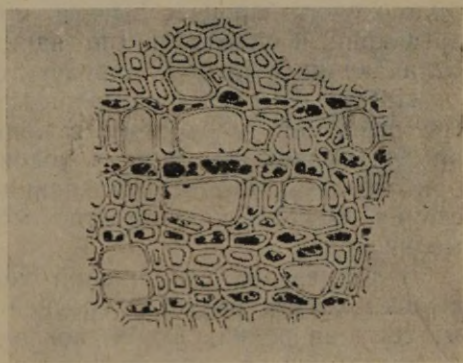


Рис. 3. Капли жиров в клетках сердцевинных лучей дерева белого (*Cornus alba*). Окраска шарлахом. Ув. 10×40

ся эластичность оболочек и гибкость побега, в то время как при лигнификации компонентом «Ф» побег становится хрупким и ломким.

Определяя вызревание древесины полевым методом по ломкости побегов, плодовые, дендрологи и другие косвенно определяют, таким образом, в побегах присутствие компонента «Ф», который, по-видимому, и обуславливает во многих случаях морозостойкость.

Однако наблюдаются случаи, когда подобная корреляция нарушается. Так, например, дерен белый (*Cornus alba* L.), высокий кустарник, отличающийся значительной морозоустойчивостью и широким ареалом распространения, охватывающим Европейскую часть СССР, Сибирь и Дальний Восток, характеризуется весьма гибкими, плохо вызревающими побегами, с почти травянистыми верхушками. Анализ на лигнификацию показал отсутствие лигнина «Ф» в толще вторичных оболочек древесины (рис. 2). Аналогичное явление было обнаружено в очень гибких молодых побегах березы, одной из самых зимостойких лиственных пород, а также и у ивы.

Анализ на запасные вещества в зимнее время у этих растений показал значительное содержание жиров в сердцевинных лучах и перимедуллярной зоне, при отсутствии в них крахмала (рис. 3, табл. 1).

Представляется, что в данном случае высокая морозоустойчивость древесины дерена белого, березы и ивы при недостаточной лигнификации обусловлена, помимо прочих возможных причин, значительными запасами жиров, сосредоточенными именно в этих тканях.

Наряду с видами, отличающимися высокой морозоустойчивостью при слабой лигнификации, большой интерес представляло изучать процесс вызревания древесины у растений с вызревающими побегами (по данным полевых наблюдений), но отличающихся низкой морозоустойчивостью.

Побеги фисташки настоящей (*Pistacia vera*) отличаются исключительной твердостью, в конце лета они приобретают вид вполне вызревших даже в условиях Кишинева, где фисташка приближается к северной границе возможного своего произрастания. Однако, как известно, морозостойкость фисташки весьма низкая.

В результате наблюдений установлено, что древесина фисташки характеризуется средней степенью лигнификации, кроме того, не редки случаи, когда процесс дифференциации древесины у нее не завершается.

Наши данные показывают, что именно степень завершения дифференциации древесины в процессе ее вызревания играет особенно важную роль в морозостойкости побега. Неполностью дифференцированная древесина, с которой побеги фисташки

приходят к зиме, является одной из причин низкой морозостойкости растения (табл. 1).

Аналогичная картина неполной дифференциации наблюдалась нами у молодых растений скумпии (*Cotinus coggygria*), южного кустарника, принадлежащего, как и фисташка, к семейству сумачовых, но относительно более зимостойкого.

Таблица 1

Морозостойкость некоторых древесных растений в зависимости от степени вызревания древесины и содержания запасных веществ в зимнее время (в баллах)

Название растения, семейство		Вызрев. древе- сины		Запасные питат. вещества			Степень морозо- устойчи- вости
		Диффе- ренциа- ция	Лигнифи- кация "Ф" втор. обол.	жиры		крах- мал	
				кам- бий	дре- веси- на		
Acera- ceae	Клен остролистный	полная	5	4	0	2	Высокая
Rosa- ceae	Яблоня Грушовка Московская	"	5	4	0	2	
Betulaceae	Береза пушистая (Москва)	"	2	2	5	1	
	Береза бородавчатая (Кишинев)	"	2	2	5	1	
Cornaceae	Дерен белый	"	0	2	5	1	
Cornaceae	Свидина	полная	5	3	0	4	Средняя
	Кизил	полная	3	3	0	3	Низкая очень низкая
Anocar- diaceae	Скумпия *	неполная	3	0	0	3	
	Фисташка	неполная	2	0	0	4	
Bignoni- aceae	Катальпа (3 вида)	неполная	2	2	0	1	низкая

* За последние годы выведены морозостойкие формы.

При этом анализировались побеги растений скумпии как из зоны ее естественного произрастания (Кишинев), так и на северном пределе ее возможной культуры (Москва).

Чрезвычайно большая твердость побега фисташки и поэтому

кажущееся его вызревание вызвано значительным содержанием в древесине гемицеллюлоз, которые могут являться причиной твердости ткани. Так, например, исключительная твердость плодов одной из пальм, называемой растительной слоновой костью, обусловлена не лигнином, которого не имеется в оболочках этих плодов, а присутствием гемицеллюлоз (Никитин, 1951). Кроме того, твердость побегов фисташки обусловлена наличием сильно лигнифицированного склеренхимного (механического) кольца в коре.

Что касается запасных веществ, то фисташка и скумпия в зимнее время накапливают в своих тканях не жиры, а крахмал, свойственный мало зимостойким породам. Вещества, красящие шарлахом в коре, относятся к веществам типа эфирных масел и смол, продуцирующимся в особыхместилищах в коре. Проба с насыщенным железным купоросом подтвердила наличие смол у этих растений. Содержание указанных веществ в отличие от жиров не изменяется в течение годовичного цикла.

Для большей достоверности полученных выводов было очень важно проанализировать процесс вызревания побегов у близких видов со сходным анатомическим строением древесины, но отличающихся по степени зимостойкости. С этой целью помимо уже упоминавшегося дерена белого (*Cornus alba*) были использованы еще два вида, относящихся к роду *Cornus* из сем. *Cornaceae*: свидина (*C. sanguinea*) и кизил (*C. mas*). Кроме того исследовались еще три вида рода *Catalpa* из сем. *Bignoniaceae*: *C. speciosa*, *C. bignonioides*, *C. ovata*.

В таблице 1 сведены данные этого анализа.

При хорошей, вполне закончившейся дифференциации, степень лигнификации древесины у трех видов *Cornus* весьма различна. Они также отличаются по содержанию и локализации в разных тканях запасных веществ — жиров и крахмала.

В то время как высокоморозоустойчивый дерен, о чем сказано выше, содержит значительные запасы жиров в древесине при отсутствии лигнина «Ф» в ее вторичных оболочках, мало-морозостойкий кизил отличается средней степенью лигнификации древесины при небольшом содержании жиров только в камбии. Свидина, занимающая промежуточное положение по морозостойкости между дереном белым и кизилом, характеризуется довольно сильной лигнификацией древесины при среднем содержании жиров в камбии, но несколько большими по сравнению с кизилом запасами крахмала. Таким образом, у всех этих видов степень лигнификации, взятая сама по себе, еще не характеризует зимостойкость растений.

Изучение процесса одревеснения побегов у трех видов рода *Catalpa* (*C. speciosa*, *C. bignonioides*, *C. ovata*), характеризующихся в общем низкой морозоустойчивостью, показал среднюю или в отдельных случаях слабую степень лигнификации древе-

сины, причем нередко обнаруживается отсутствие лигнина «Ф» в прикамбиальной зоне древесины при незавершенной дифференциации последней. Крайне низкое содержание в зимнее время жиров и крахмала в сочетании с довольно слабой лигнификацией является, по-видимому, одной из причин низкой морозоустойчивости катальпы.

Следует, однако, отметить, что катальпа способна иногда выдерживать низкие температуры (до -30°), как это имело место, например, в Кишиневе в суровую зиму 1963 г. Хроматографический анализ обнаружил в это время у катальпы значительные запасы различных сахаров, в том числе моно-, ди- и олигосахара, которые, по-видимому, и позволили перенести этим растениям сильные морозы.

Таким образом, проведенное исследование показало, что только лишь по состоянию оболочек клеток древесины, по степени их лигнификации, нельзя судить о морозоустойчивости растений, как это делается при определении вызревания побегов полевым методом по их гибкости или ломкости.

Это согласуется с мнением ряда исследователей, неоднократно подчеркивавших, что состояние покоя и морозоустойчивость растений нельзя определять по какому-либо одному признаку; только совокупность ряда свойств, возникающих в растениях при переходе их в состояние покоя, обуславливает морозостойкость растений. Сложные физиолого-биохимические изменения содержимого клеток, сочетающиеся с различными изменениями состояния оболочек клеток древесины, обуславливают ту или иную степень морозоустойчивости побегов.

Гистохимическое изучение морозостойкости ряда древесных растений в зависимости от степени вызревания древесины позволило нам выяснить причины несовпадения у некоторых видов растений морозостойкости с вызреванием побегов, определяемым полевым методом. Отсюда следует, что определение полевым методом вызревания побегов различных видов древесно-кустарниковых пород должно контролироваться микроскопическим анализом.

Выводы

1. Следует отличать «вызревание побегов», которые представляет собой совокупность процессов «вызревания древесины», опробковения (суберинизации), накопления запасных веществ в тканях побегов и физиолого-биохимических изменений коллоидов плазмы, от «вызревания древесины»: совокупности сопутствующих друг другу или разделенных во времени процессов дифференциации древесины из камбиальных клеток, и лигнификации оболочек клеток древесины, главным образом компонентом «Ф».

2. Морозоустойчивость древесины обеспечивается либо глубоким покоем ее клеток (дерен белый, береза, ива), либо хорошим вызревaniem древесины (зимостойкие яблони, клен остролистный и др.). Отсутствие полного вызревания древесины у некоторых морозостойких растений компенсируется высоким содержанием запасных веществ (жиров) в тканях древесины (дерен белый, береза, ива).

3. «Вызревшая древесина», определяемая полевым методом, далеко не всегда является действительно вызревшей (дифференцированной и лигнифицированной). Исключительная твердость побега может достигаться растением и иным путем, как например, у фисташки, твердость побега у которой обусловлена значительным содержанием гемицеллюлоз в древесине и сильно лигнифицированным склеренхимным кольцом в коре.

Настоящая работа выполнена в лаборатории физиологии устойчивости ИФР АН СССР под руководством проф. П. А. Генкеля, которому приношу глубокую благодарность.

Литература

- Бардинская М. С. К вопросу об образовании одревесневших клеточных стенок. Физиол. раст. 6, в. 3, 1959.
- Барская Е. И. Гистохимическое изучение процесса лигнификации при созревании древесины. Физиол. раст., т. 9, в. 2, 1962.
- Бояркин А. Н. Определение одревеснения растительных оболочек. Тр. ин-та Нов. луб. сырья, 8, в. 1, 1934.
- Генкель П. А. и Окнина Е. З. Состояние покоя у растений как процесс обособления протоплазмы клеток. Тр. ИФР АН СССР, т. VI, в. 1, 1948.
- Генкель П. А. и Окнина Е. З. Диагностика морозоустойчивости растений по глубине покоя их тканей и клеток (методические указания). Изд. АН СССР, М., 1954.
- Генкель П. А. и Ситникова О. Л. Состояние покоя у растений и морозоустойчивость. Тр. ИФР АН СССР, т. VIII, в. 1, 1953.
- Костычев С. П. Строение и утолщение стебля двухдольных. Журн. Русск. Бот. о-ва, 1920.
- Кондря С. М. Микрохимический метод определения степени вызревания побегов винограда. Садоводство, виноградарство и виноделие Молдавии, № 4, 1960.
- Меликян Н. М. Структурные изменения и накопление лигнина в растениях в связи с условиями среды. Изд. Ереванск. гос. ун-в., 1959.
- Мийдла Х. И. О процессе вызревания побегов винограда в условиях Эстонской ССР. Уч. зап. Тартуск. гос. ун-в., в. 82, Тр. по физиол. раст., 1960.
- Никитин В. М. Химия древесины и целлюлозы. Гослесбумиздат, 1951.
- Орлов Н. Д. Вызревание побегов и период покоя у виноградной лозы. Тр. конф. устойчив. раст., 1960.
- Проценко Д. Ф. О зимостойкости донских сортов винограда. Виноделие и виноградарство СССР, № 11, 1940.
- Проценко Д. Ф. и Полищук Л. К. О физиологических и биохимических особенностях морозостойкости плодовых культур. Изд. Киевск. гос. ун-в., 1948.
- Ряднова И. М. Одревеснение побегов плодовых деревьев и их морозоустойчивость. Физиол. раст., т. 4, 1957.

АКТИВНОСТЬ АУКСИНОВ И ИНГИБИТОРОВ В УКОРЕНЯЮЩИХСЯ ЧЕРЕНКАХ ФАСОЛИ И ИВЫ

Р. Х. Турецкая, В. И. Кефели, Э. М. Коф

Институт физиологии растений им. К. А. Тимирязева АН СССР

За последнее время представления о процессе роста растений несколько изменились в связи с установлением фактов о том, что в регуляции ростового процесса принимают участие не только ауксины, но и ингибиторы (Hankock, Barlow, Lacey, 1961; Wareing, 1961; Турецкая, Кефели, 1963).

Сознавая всю сложность и многоплановость проблемы ростовой регуляции, мы ограничили круг интересующих нас вопросов следующими двумя определенными задачами: проследить изменения активности ауксинов и ингибиторов, сопровождающие интенсивно протекающий ростовой процесс при органогенезе, и выяснить, какова роль введенного синтетического регулятора роста — индолилуксусной кислоты (ИУК) в изменении соотношений между природными ауксинами и ингибиторами в тканях черенка. Объектами исследований служили черенки двух легко укореняющихся растений: ивы и фасоли.

Методика и условия проведения опытов

Черенки ивы белой *Salix alba* брались весной (апрель) 1962 года с побегов прироста прошлого года с нераспустившимися листьями и набухшими почками. Опыты с фасолью проводились в марте—апреле 1962 г. Для этой цели выращивались 10-дневные проростки фасоли (*Phaseolus vulgaris*) сорта Сакса, с которых и нарезались черенки.

С целью усилить корнеобразование у черенков ивы и фасоли использовалась синтетическая ИУК в виде водного раствора. ИУК для обработки черенков ивы бралась в концентрации 200 мг/л, и черенки выдерживались в этом растворе 18 часов. Для укоренения черенков фасоли концентрация ИУК составляла 50 мг/л, срок обработки 4 часа. Ауксины и ингибиторы определялись: 1) в свежесрезанных черенках, 2) сразу после обработки черенков, 3) при появлении корневых зачатков (бугорков) и 4) после образования корней. Материал для анализа фиксировался жидким азотом, лиофильно высушивался и хранился в эксикаторе над хлористым кальцием при 0°. Навеска тканей фасоли составляла 0,3 г сухого вещества в пятно на хроматограмме, а ивы — 0,15 г. Ауксины и ингибиторы определялись методом хроматографии на бумаге в смеси растворителей н-бутанол-уксусная кислота-вода 40:12:28 (Кефели, Турецкая, 1963). Активность элюатов из зон хроматограммы определялась методом биотеста (Бояркин, 1948).

Под термином ауксины мы понимали соединения, стимулирующие рост отрезков coleoptилей пшеницы. Ингибиторами считались соединения, подавляющие рост этих coleoptилей.

Результаты опытов

I. Фасоль

Проведенный хроматографический анализ экстракта фасоли показал, что ауксины в свежесрезанных черенках отсутствуют. Этим обстоятельством, может быть, и объясняется повышенная чувствительность черенков фасоли к стимуляторам роста.

Собственные природные ауксины (R_f 0,24—0,35) обнаруживаются в фасоли после появления на стебле корневых зачатков и исчезают к моменту образования корней (рис. 1 и 2, а).

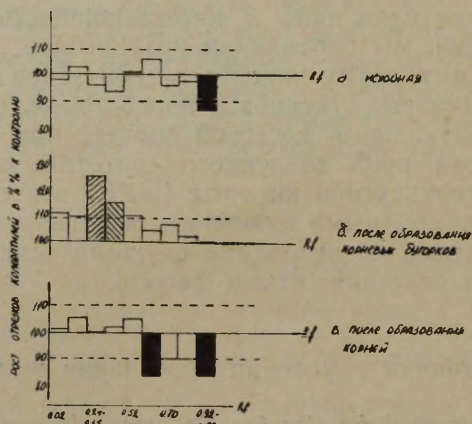


Рис. 1. Гистограмма экстракта из укореняющихся черенков фасоли.

Ингибитор роста (R_f 0,92) присутствует только в свежесрезанных и в укоренившихся черенках (рис. 1 и 2, б). Следовательно, периоду интенсивного заложения корневых бугорков соответствует возникновение в тканях черенка природных ауксинов и исчезновение природных ингибиторов. В случае же, когда ростовые процессы еще не активизировались или уже закончились, ауксины отсутствуют, а природные ингибиторы вновь появляются, причем тормозящее действие их на рост coleoptiles оказывается значительным. Таковы изменения, происходящие в составе ауксинов и ингибиторов контрольных черенков.

Введение в черенок раствора ИУК резко усиливает образование корней на стебле. Эта стимуляция корнеобразования сопровождается одновременным торможением роста эпикотилья.

Изменения в ростовом процессе, вызванные введением в черенок ИУК, сопровождаются смещениями в активности природных ауксинов и ингибиторов (рис. 2).

На основании полученных данных (рис. 2, а) следует заключить, что ауксины появляются в обработанных черенках сразу после введения ИУК, т. е. через 4 часа. Синтетическая ИУК в черенках не обнаруживается. Появившиеся ауксины исчезают из обработанных черенков в период заложения корневых зачат-

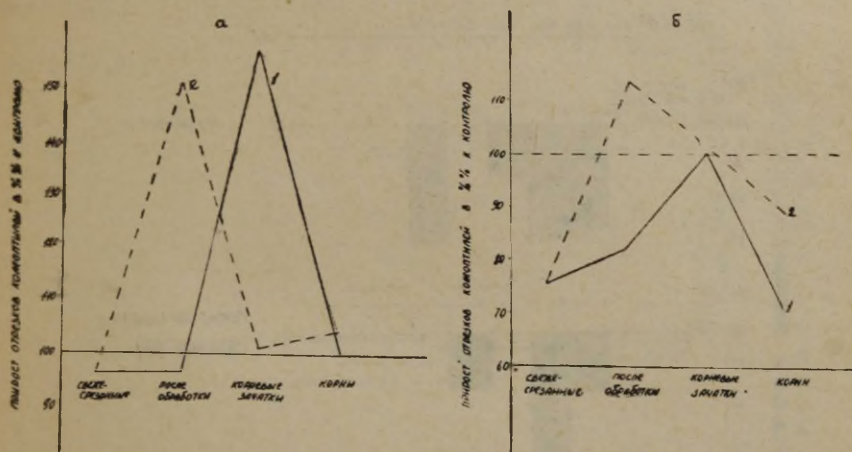


Рис. 2. Изменение активности природных ауксинов и ингибиторов в контрольных и обработанных ИУК черенках фасоли.
а — ауксины, б — ингибиторы.

ков, т. е. как раз в тот момент, когда они возникают в контрольных черенках. Такое различие во времени образования ауксинов у контрольных и обработанных черенков позволяет объяснить факт ускоренного заложения корневых зачатков у обработанных черенков.

Трудно предположить, что обработка черенков ИУК может привести за 4—5 часов к ускоренному синтезу природного ауксина. Сопоставляя быстрое исчезновение ИУК из обработанных черенков с быстрым возникновением активных соединений с R_f 0,35, было бы более справедливым заключить, что ИУК в тканях черенков подвергается каким-то изменениям и, не теряя своей активности, превращается в стимулирующий комплекс.

Введение в черенок ИУК приводит к исчезновению ингибиторов. Они не обнаруживаются на протяжении всего процесса укоренения черенка.

В коре весенних свежесрезанных черенков ивы обнаруживаются природные ауксины (R_f 0,5). В период заложения корневых бугорков их активность исчезает и вновь появляется только после образования корней (рис. 3 и 4, а).

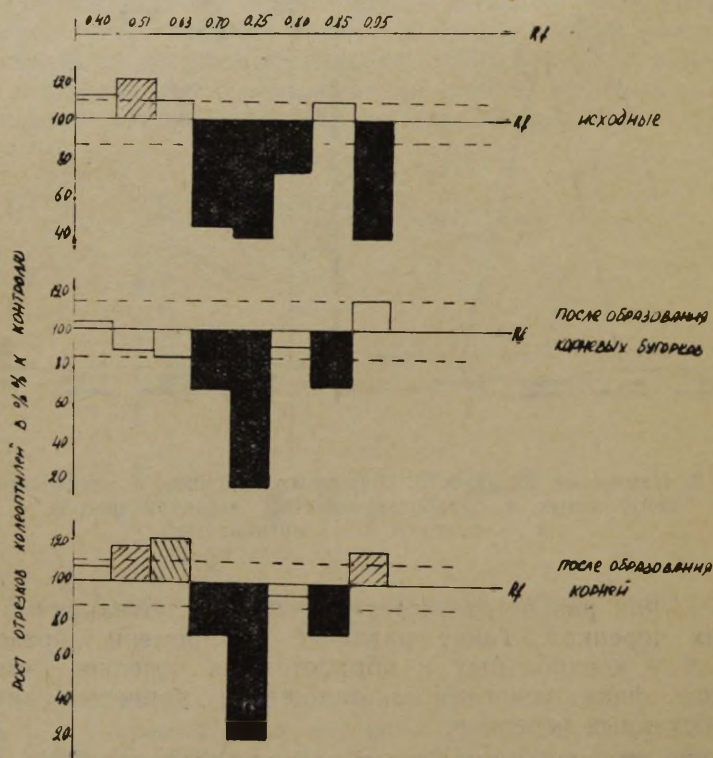


Рис. 3. Гистограмма экстракта из укореняющихся черенков ивы.

Наряду с ауксинами в коре ивы обнаруживаются ингибиторы флавоноидной и фенольной природы (рис. 4, б). Идентификация их химической природы была проведена по схеме, описанной нами ранее (Кефели, Турецкая, 1963).

В период образования корневых бугорков и роста корней тормозящая активность флавоноидного ингибитора возрастает, а фенольный ингибитор исчезает.

Обработка черенков ивы ИУК привела, также как и у фасоли, к немедленной активации природного ауксина (R_f 0,50). Содержание этого стимулирующего соединения постепенно уменьшалось и полностью исчезло в период образования корней. В отличие от фасоли, в тканях ивы синтетическая

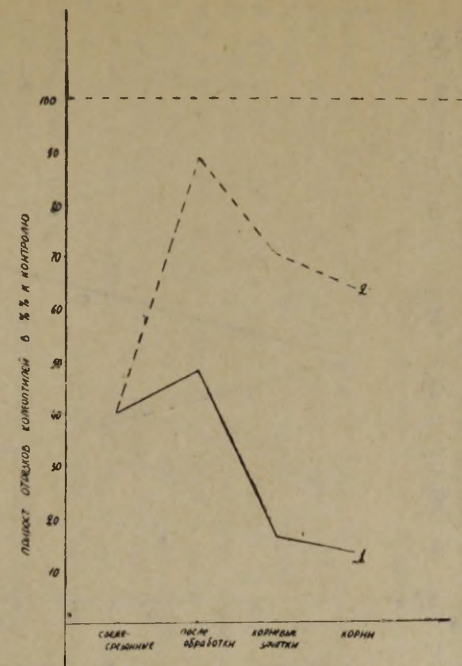
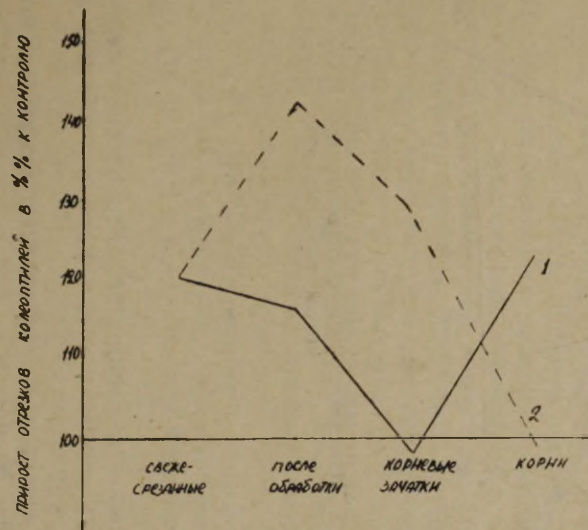


Рис. 4. Изменение активности природных ауксинов и ингибиторов в контрольных и обработанных черенках ивы; а — ауксины, б — ингибиторы.

ИУК обнаруживалась через 5 дней после ее введения и характер ее изменения в черенке совпадал с характером изменения природного ауксина (рис. 5).

Под действием ИУК активность природного флавоноидного ингибитора резко уменьшилась и оставалась почти на одном уровне в течение всего процесса укоренения (рис. 4, б).

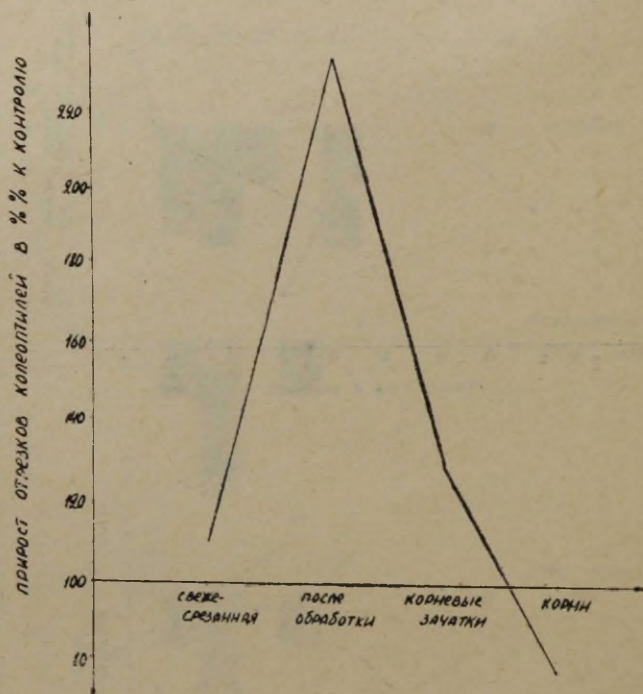


Рис. 5. Изменение уровня синтетической ИУК в укореняющихся черенках ивы.

III. Изменения природных регуляторов роста и синтетической индолилуксусной кислоты в тканях черенков ивы и фасоли.

Сопоставление данных по активности ауксинов и ингибиторов в тканях черенков ивы и фасоли позволяет сделать ряд общих заключений:

1. Как в иве, так и в фасоли ауксины тратятся в процессе корнеобразования.
2. Активность ингибиторов в тканях фасоли возрастает после окончания корнеобразования.
3. Введение синтетической индолилуксусной кислоты вызывает резкое усиление процессов корнеобразования.

4. Усиление этих процессов сопровождается повышенной активацией природных ауксинов и уменьшением тормозящего действия природных ингибиторов.
5. Синтетическая ИУК в тканях ивы и фасоли быстро разрушается. Притом, если следы биологической активности ИУК в иве можно уловить еще через 5 дней после ее введения в черенок, то в тканях фасоли ИУК не обнаруживается уже через 4 часа.

Какова же судьба ИУК в растительной ткани? Сама ИУК быстро исчезает, но ее исчезновение приводит к немедленному появлению других активных соединений. ИУК не обнаруживается в фасоли через несколько часов после ее введения, а ростовой эффект, выражающийся в усиленном образовании корней, мы можем наблюдать только спустя 5 дней после исчезновения ИУК. Все эти факты заставляют предположить, что индолилуксусная кислота образует в растительных тканях какой-то промежуточный комплекс, который, предохраняя ИУК от быстрого ферментативного разрушения, создает условия для ее равномерной траты.

Идея связи ИУК с различными метаболитами растений не является новой. Давно распространено представление о комплексировании ИУК с аскорбиновой кислотой, с белком или даже с отдельными аминокислотами (Gordon, 1946; Kutaček, Valenta, Icha, 1957; Zenk, 1960). Недавно появилась работа Леопольда, подробно разбирающая вопрос о возможном биологическом значении индольно-полифенольных комплексов (Leopold, Plumer, 1961). Образование таких сложных комплексов индольно-полифенольного типа могло быть вполне возможным как в случае ивы, кора которой содержит большое число фенольных соединений, так и в случае фасоли, в которой, хотя и в меньшей степени, но все-таки обнаруживаются соединения полифенольного типа. Для доказательства вероятности такого взаимодействия ИУК с полифенолами мы поставили серию дополнительных модельных опытов, сущность которых заключалась в следующем. В стаканчики объемом в 5 мл наливали растворы полифенольных соединений: флороглюцина или пирокатехина в концентрации 10^{-2} М. К ним добавляли ИУК в той же концентрации. В стаканчики после добавления ИУК помещали черенки фасоли и оставляли их на экспозиции в течение 1 часа. Сок тканей, поглотивших смесь, и остаточный раствор затем анализировались. Контролями к опытному варианту служили: 1) растворы полифенолов без черенков, 2) растворы полифенолов в смеси с ИУК без черенков, 3) раствор ИУК без черенков, 4) растворы полифенолов с черенками и 5) раствор ИУК с черенками.

Проверка изменений, проходящих с ИУК, осуществлялась с помощью реактива Сальковского, а изменений полифено-

лов — с помощью ванилинового реактива и пробы на хлорное железо (Кефели, Турецкая, 1963). В таблице I представлены результаты этих опытов.

Таблица I

Изменение окраски ИУК с реактивом Сальковского в присутствии полифенолов и тканей черенка фасоли

Варианты	Окраска		
	сока из тканей	раствора с черенками	раствора без черенков
ИУК	розовая	малиновая	малиновая
ИУК + пирокатехин	бесцветная	желто-розовая	желтая
ИУК + флороглюцин	бесцветная	желто-розовая	оранжевая

Как видно из таблицы 1, ИУК легко вступает во взаимодействие с фенольными соединениями, причем в некоторых случаях это взаимодействие может протекать даже при отсутствии растительной ткани.

Нами не проводилась работа по доказательству того, что полученные изменения в молекуле ИУК являются результатом комплексообразования. Эти исследования были ранее проведены Леопольдом, причем в качестве активирующего фермента была выбрана как раз полифенолоксидаза фасоли.

Для нас достаточно ценным обстоятельством оказался тот факт, что в присутствии полифенолов ИУК меняет окраску и не идентифицируется в тканях фасоли с помощью реактива Сальковского. Именно с этим явлением мы и столкнулись при анализе активных соединений ивы, когда биологическая активность введенной в черенки ИУК была очень высокой, а цветной реакции с реактивами на индолы получить не удавалось.

Обсуждение результатов

Итак, опыты, проведенные с укореняющимися черенками фасоли и ивы, позволяют заключить, что активность природных ауксинов и ингибиторов заметно изменяется в процессе усиления и замедления роста.

Введение синтетической ИУК в черенки приводит к стимуляции корнеобразования. При этом ИУК в растительных тканях химическими методами обнаружить не удастся. Метод биотеста показывает, что в фасоли ИУК исчезает уже через 4 часа после ее введения. В черенках ивы ИУК сохраняется до 5 суток. Сразу же после поступления ИУК в черенок, активность

природных ауксинов возрастает. Такое быстрое возникновение активности трудно объяснить биосинтетическими процессами; активность обуславливается, по-видимому, комплексированием ИУК с метаболитическими продуктами черенка.

Скорее всего такие промежуточные комплексы, согласно Леопольду (1961), осуществляются между ИУК и полифенолами. Как показали наши модельные опыты, при этом происходит исчезновение окрашивания ИУК с реактивом Сальковского, т. е. наблюдается именно то явление, с которым мы сталкиваемся при анализе тканей опытных черенков ивы. Важность комплексирования ИУК с полифенолами, по-видимому, состоит в том, что ростовое вещество предохраняется от быстрого ферментативного разрушения и обладает способностью, медленно высвобождаясь из комплекса, использоваться в процессе роста. Именно в связи с комплексированием и можно объяснить тот факт, что ИУК, введенная в черенок фасоли, исчезает уже через несколько часов, а ростовой эффект обнаруживается только на 5-ые сутки. Вероятнее всего, в этом случае в работу вступает активный комплекс (с R_f 0,35), который возникает немедленно после исчезновения ИУК. Представленные рассуждения, естественно, не могут быть категоричными, они лишь должны рассматриваться как одна из возможных гипотез, объясняющих связь между быстрым исчезновением стимулятора из тканей и резким усилением ростового процесса, наблюдаемым через несколько дней после этого исчезновения.

Выводы

1. В тканях свежесрезанных черенков фасоли ауксины отсутствуют. Они появляются только в период интенсивного заложения корневых зачатков. В то же время природные ингибиторы, присутствовавшие ранее в исходном черенке, исчезают.
2. После образования корней ауксины в черенках фасоли не обнаруживаются, а ингибиторы вновь появляются и активность их резко возрастает.
3. В весеннем черенке ивы имеется запас природных ауксинов, который тратится при органогенезе и восстанавливается к моменту образования корней.
4. В корне черенка ивы содержатся 2 типа фенольных ингибиторов — флавоноид и простой фенол. Флавоноид постоянно присутствует в тканях, и его активность несколько возрастает в процессе укоренения черенка, в то время как простой фенол при органогенезе и в процессе вытягивания корней теряет свою ингибиторную активность.

5. После введения ИУК в черенки фасоли и ивы активность природных ауксинов резко возрастает, а активность ингибиторов заметно уменьшается. Сама ИУК исчезает из тканей фасоли через 4 часа после ее введения, а из тканей ивы — после 5 суток.
6. На основании модельных опытов можно предположить, что быстрое исчезновение ИУК из тканей объясняется связыванием ее с полифенолами.

ЛИТЕРАТУРА

- Бояркин А. Н. Некоторые усовершенствования метода количественного определения активности ростовых веществ. Докл. АН СССР, 59, 9, 1948.
- Кефели В. И., Турецкая Р. Х. К методу определения свободных ауксинов и ингибиторов в тканях древесных растений. Физиология растений, 10, 4, 1963.
- Турецкая Р. Х., Кефели В. И. О некоторых свойствах природных ингибиторов роста растений. Физиология растений, 10, 1, 98—103, 1963.
- Gordon, Auxin-protein complexes of the wheat grain. Amer. J. Bot., 3, 3, 1946.
- Hancock C., Barlow H., Lacey H. The behaviour of phloridzin in the coleoptile straight-growth test. I. Exptl. Bot. 12, 401, 1961.
- Kutaček M., Valenta M., Icha F. Untersuchungen über den Ascorbin-gehalt von Kohlrabi. Experientia 13, 7, 1957.
- Leopold A. C., Plummer T. H. Auxin-phenol complexes. Plant Physiol., 36, 5, 1961.
- Wareing P. Эндогенные вещества, тормозящие рост древесных растений. В кн. Секционные сообщения V МБК, II, 135, 1961.
- Zenk M. Enzymatische Aktivierung von Auxinen und ihre Konjugierung mit Glycin. Zeitschr. für Naturforschung, 15, 7, 1960.

СУТОЧНАЯ ДИНАМИКА ПРОДУКТОВ МЕТАБОЛИЗМА ФЛОРИДЗИНА В ОДНОЛЕТНИХ ПОБЕГАХ У ЯБЛОНИ В СВЯЗИ С ПОДГОТОВКОЙ ДЕРЕВЬЕВ К ПОКОЮ

Л. Сарапуу, Т. Вардьа
Тартуский госуниверситет

Нашими предыдущими работами (Сарапуу, 1964а, 1964б, 1965) были установлены некоторые закономерности сезонной динамики и физиологического действия флоридзина при росте и покое у однолетних побегов яблони. Выяснилось, что флоридзин является ингибитором роста, обуславливающим торможение ростовых процессов во время глубокого покоя растений. Содержание флоридзина в побегах изменяется противоположно изменению интенсивности их роста. В период покоя изменение содержания флоридзина находится в тесной зависимости от температурного фактора, а в период роста — от фотопериода. Однако неизученным оставался вопрос о суточной динамике

продуктов метаболизма флоридзина у побегов яблони. Изучение последнего вопроса приближает нас к пониманию тех первичных реакций в метаболизме флоридзина, которые происходят в побегах под влиянием смены света и темноты и, следовательно, обуславливают остановку роста побегов и переход их в покой.

Материал и методика

Изучение суточной динамики метаболизма флоридзина проводили в коре, листьях и древесине однолетних побегов деревьев яблони сорта 'Антоновка' в 1964 году. Пробы для анализа брали в три срока: в течение вегетационного периода по шесть раз в сутки из плодопитомника совхоза «Вазула» Тартуского района ЭССР. Первый раз пробы брали в начале весеннего роста побегов (8 июня); второй раз — в период, когда в верхней части побега продолжался еще интенсивный рост, а в нижней части рост уже заканчивался (29 июня); в третий раз исследовали побеги, находившиеся в фазе глубокого покоя (12 августа). Для выяснения влияния удлинения продолжительности темного периода суток на метаболизм флоридзина ветки яблони покрывали на 20 часов черной бумагой, окрашенной с наружной стороны в белый цвет.

Для опрыскивания листьев использовали 0,2% раствор флоридзина и 0,01% раствор гиббереллина. Опрыскивание листьев проводили ежедневно с 29 июня до 20 июля. Одновременно покрывали растения бумагой, чтобы укоротить фотопериод до 10 часов. Пробы для анализа взяли 24 августа. Опытными объектами служили трехлетние сеянцы яблони карликового подвоя Эаст Морнинг IX.

Свободными флавоноидами считали условно те вещества, которые при комнатной температуре экстрагируются эфиром, а связанными соединениями — вещества, которые переходят при 80° С в метанол и воду.

Для проведения количественного анализа продуктов метаболизма флоридзина нами выработана следующая методика.

Свежий измельченный с помощью лабораторной мельницы материал (10 г) экстрагировали трижды по два часа эфиром. После этого материал оставляли для экстракции на ночь. Эфирные экстракты соединяли и доводили эфиром до 100 мл. Эфирный экстракт (1 мл) наносили в трех повторностях на линию старта хроматографической бумаги и разгоняли растворителем изопропанол-аммиак-вода (80:5:15) в течение 30 часов. Последовательность расположения фенольных соединений на хроматограмме была следующей: флавонолы, флоридзин, флоретиновая кислота, флоретин, флорин. В связи с тем, что все флавонолы имеют низкий R_f (0,05—0,25), их содержание определяли суммарно при длине волны 260 мкмк.

При высоком содержании в экстрактах пигментов, которые при использовании изопропанола маскируют флоретин, в качестве растворителя брали *n*-бутанол-ацетат-вода (10:8:82). При этом растворителе пигменты остаются на линии старта. Недостатком этого растворителя является то, что при высоком содержании флоретин оставляет хвосты и, в случае содержания в листьях флоридзина, последний не отделяется от кверцетингликозида.

Связанные соединения экстрагировали из мязи, оставшейся после извлечения свободных соединений, один раз метанолом и четыре раза водой при 80° С. Метанолом необходимо пользоваться для полноты экстрагирования и уменьшения потемнения экстракта при вакуумдистилляции. Соединенный теплый экстракт (иначе флоридзин может частично осаждаться) фильтровали через вату для отделения пигментов, затем сгущали до 5 мл и доводили 50%-ным метанолом до 10 мл. Сгущенный экстракт наносили по 0,10 мл на хроматограмму.

Во фракции связанных соединений из молодых побегов яблони содержалось много сахаров и других мешающих хроматографированию веществ. В этом случае из экстрактов отгоняли метанол, и фенольные соединения переводили в делительной воронке четыре раза в этилацетат. Этилацетатный экстракт доводили до 50 мл и наносили (1 мл) на хроматограммы.

После хроматографирования отмечали в ультрафиолетовом свете пятна веществ. К вырезанным пятнам в колбах прибавляли 50 мл 50% раствора метанола, встряхивали их и через шесть часов определяли с помощью спектрофотометра оптическую плотность флоридзина, флоретина, флоретиновой кислоты (все при 283 мкм), кверцитрина (260 мкм) и кемпферола (310 мкм). Результаты вычислялись на основании соответствующих молярных экстинкционных коэффициентов и по формулам, приведенным в другой нашей работе (Сарапуу, 1965). Методика качественного анализа хроматограмм также приведена в нашей работе (Сарапуу, 1964б). Ошибка количественного определения флоридзина при массовом анализе не превышает 5%.

Результаты исследования

Полученные результаты (рис. 1) показывают, что в суточной динамике флоретина в листьях наблюдаются два минимума (утром и вечером) и два максимума (днем и ночью). Содержание флоретина в листьях противоположно динамике флоридзина.

В растущих побегах содержание свободного флоретина в первую половину дня уменьшается, к полудню снова повышается и достигает максимума в вечерние часы. После этого уровень флоретина снижается, особенно в ранние утренние часы. С уменьшением содержания флоретина одновременно отмечается некоторое повышение содержания флоридзина. Ночью содержание флавонолов в растущих побегах обычно низкое. Утром содержание их повышается и достигает максимума днем. Искусственное удлинение темного периода суток весной вызывает в молодых листьях резкое повышение содержания флоридзина и резкое уменьшение содержания флавонолов. Следовательно, темнота обуславливает изменение метаболизма флавоноидов в направлении накопления флоридзина.

В конце июня содержание свободного флоретина и флоридзина в коре приходит в равновесие, и их максимумы отмечаются вечером. Ночью уровень флоридзина и флоретина снижается. Утром содержание флоретина повышается, а содержание флоридзина снижается. Это объясняется изменением в направленности метаболизма флавоноидов и усилением лигнификации клеточных стенок на свету. Ночью наблюдается резкое повышение связанного флоридзина в древесине за счет уменьшения свободного и связанного флоридзина в коре, а также свободного флоретина в коре. Удлинение темноты обуславливает повышение содержания флавоноидов в листьях и уменьшение содержания их в коре, а также повышение содержания связанного флоридзина в древесине. Все вышеуказанные изменения

обуславливают повышение содержания связанного флоридзина, прежде всего в древесине и позднее уже в коре.

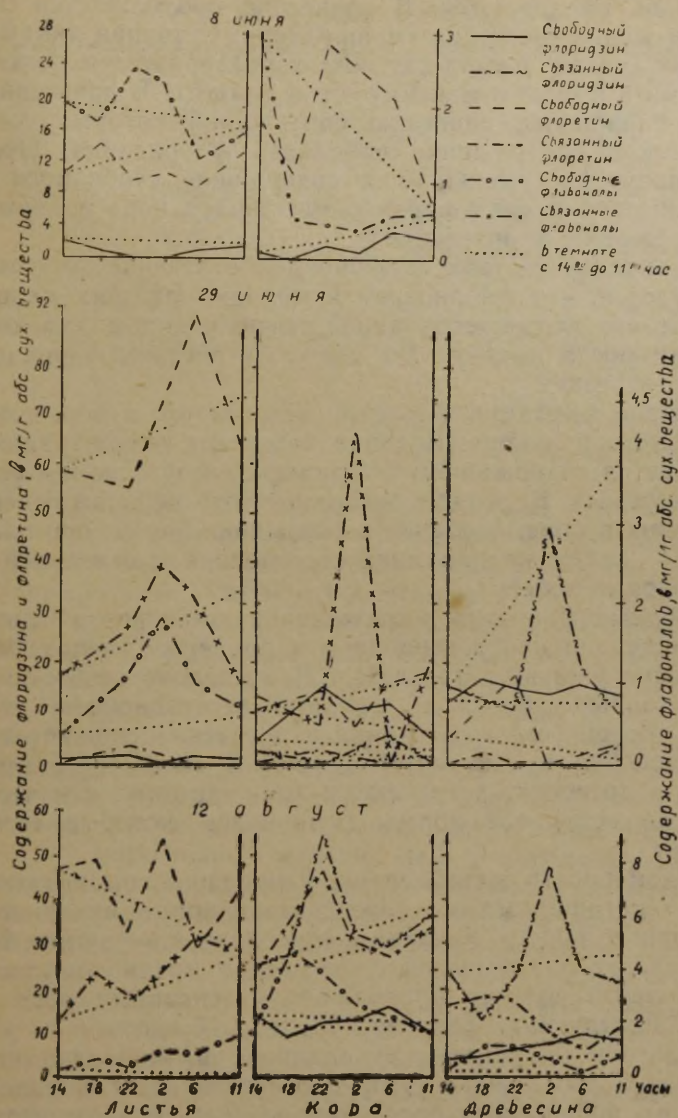


Рис. 1. Суточная динамика флавоноидов у однолетних побегов яблони сорта 'Антоновка'.

В конце августа в коре содержится много связанного флоридзина, максимум которого наблюдается вечером, а минимум — утром. Содержание связанного и свободного флоридзина харак-

теризуется противоположной динамикой. Высокий уровень флавонолов наблюдается в полдень. В течение ночи содержание флавонолов уменьшается. В древесине продолжается повышение содержания свободного флоридзина. Суточная динамика содержания связанного флоридзина характеризуется резкими колебаниями и высоким максимумом в темноте. В древесине появляются флавонолы, динамика содержания которых совпадает с динамикой содержания свободного флоридзина. Осенью с укорочением дня уменьшается содержание свободного флоретина в листьях и связанного флоридзина в коре и повышается его содержание в древесине.

При анализе состава флавоноидов в течение вегетации обнаруживается, что флоридзина в молодых листьях мало, и содержание его повышается параллельно с ходом замедления и остановки роста листьев. Во взрослых листьях флоридзин постепенно исчезает.

В начале вегетации флоретин встречается в большом количестве также и в коре. В конце июля его концентрация уравнивается содержанием флоридзина, в августе же флоретин в коре исчезает. В течение вегетационного периода содержание флоридзина в коре, особенно в связанной форме, постоянно повышается. Такая же динамика свойственна и связанной форме флавонолов в побегах.

Свободный флоретин встречается в древесине в основном в начале вегетационного периода и в полдень. Осенью флоретин в древесине уже не встречается. В древесине свободного флоридзина больше всего в середине вегетационного периода. Осенью уровень его содержания в древесине снижается вследствие перехода в связанную форму. В конце вегетационного периода в древесине встречаются (по-видимому, в качестве запасных веществ) обе формы флавонолов, которые весной отсутствуют.

Закономерности метаболизма флоридзина, проявлявшиеся в течение вегетации, можно проследить в конце июня на протяжении одного побега, начиная с основания к верхушке. Нижняя часть побегов в это время находится в предпокое, тогда как верхняя часть побегов продолжает интенсивный рост. Пробы для соответствующих анализов брали в 14 часов.

Результаты биохимических анализов флавоноидов (табл. I) показывают, что в коре из нижней части побегов содержание свободного флоридзина более чем в шесть раз превышает содержание его в растущей верхней части побегов.

Обращает на себя внимание то обстоятельство, что в нижней части побегов наблюдается высокое содержание связанного флоридзина, тогда как в растущей верхней части побегов он полностью отсутствует. Содержание же флоретина в растущей верхней части побега выше, чем в покоящейся нижней части

Таблица 1

Содержание флавоноидов в нижней и верхней части побегов у яблони
(в мг на 1 г сухого вещества)

Фракция	Соединение	Листья		Кора побегов	
		верхние	нижние	верхняя часть	нижняя часть
Свободные	флоридзин	0,37	0,23	2,32	15,52
	флоретин	32,25	30,11	7,22	4,58
	кверцитрин	4,59	1,99	—	—
Связанные	флоридзин	—	—	—	10,49
	кверцитрин	0,24	1,26	0,51	4,21

побега. В молодых листьях содержание свободного кверцитрина выше, чем в старых листьях.

Полученные нами результаты показывают, что флоридзин, по-видимому, является одним из основных ингибиторов роста, индуцирующих наступление периода покоя у яблони.

Предварительные опыты, проведенные нами с целью выяснения действия флоридзина, гиббереллина и укорочения дня на метаболизм флоридзина и рост, показали, что опрыскивание листьев сеянцев яблони флоридзином уменьшает в листьях содержание флоретина. Содержание флоретина в коре также уменьшается в три раза. Однако содержание связанного флоридзина в коре повышается больше чем в два раза. В ней повышается также содержание связанных флавонолов. Рост растений при этом прекращался, и в конце опыта длина однолетнего побега была значительно меньше, чем у контроля. Такое же влияние, но в более слабой степени, оказывает на метаболизм флавоноидов и рост побегов укорочение фотопериода.

Опрыскивание листьев сеянцев яблони раствором гиббереллина оказывает на их рост противоположное флоридзину влияние. Наиболее характерным признаком действия гиббереллина является то, что он резко повышает в листьях и коре содержание флоретина. В древесине под его действием резко снижается уровень свободного флоридзина и флоретина. Период покоя у таких побегов наступал значительно позднее, и их длина превышала контрольные почти в два раза.

Опыты, в которых изучали ингибирующее действие флоридзина на рост проростков яблони в питательном растворе Кнопа, показали, что 0,1% раствор флоридзина ингибирует полностью рост корней; 0,2% раствор флоридзина оказывает на корневые волоски отравляющее действие.

Обсуждение результатов

Схема биосинтеза ароматических соединений выясняется из работ Дэвиса (1954). Кольцо Б флоридзина синтезируется из фенилаланина (Hutchinson et al., 1959; Avadhanli et al., 1961), а кольцо А — из активного ацетата (Hutchinson et al., 1959). Биосинтез фенольных соединений обсуждается в работе Фридриха (1958). Однако до сих пор еще мало исследована химическая природа халкона, являющегося предшественником флавонолов. По нашим исследованиям, этим соединением у яблони является флоридзин, который одновременно является и донатором п-оксифенилпропаноидов при биосинтезе лигнина. Как показано в работах Фрейденберга (1959), лигнин синтезируется из оксифенилпропаноидов. В опытах с колеоптилями пшеницы показано, что на метаболизм флоридзина большое влияние оказывает свет (Сарапуу, 1965). На свету флоридзин деглюкозируется. В темноте флоридзин дает начало флоретиновой кислоте и другим соединениям C_6-C_3 , которые на свету полимеризуются в лигнин. На основании существующих литературных данных (Hutchinson et al., 1959), флоридзин синтезируется раньше, чем флоретин. Наличие флоридзина в листьях до окончания роста клеток, по-видимому, связано с лигнификацией их клеток.

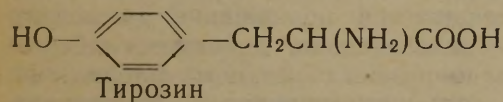
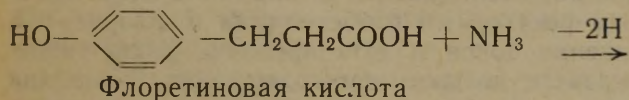
Флоретин является транспортной формой флавоноидов, в виде которого эти соединения переходят из листьев в побеги. В молодых побегах происходят взаимные переходы флоретина и флоридзина. Как показывают результаты опыта с искусственным удлинением темного периода суток, ночью в листьях происходит деглюкозирование флоридзина. В лигнифицирующих же тканях, особенно в древесине, удлинение темноты обуславливает глюкозирование флоретина.

Как показывают наши исследования, флоретин нельзя считать при лигнификации донатором п-оксифенилпропаноидов. Так, отсутствие флоретина осенью в лигнифицирующей древесине показывает, что он не требуется для лигнификации. В начале ноября под действием низких температур в лигнифицирующейся коре и древесине уменьшается содержание флоридзина, и среди продуктов распада флоретин отсутствует. В этих тканях возникают флоретиновая кислота и флорин. В тканях яблони не обнаруживается флороглюцина, являющегося продуктом распада флоретина, но встречается продукт распада флоридзина флорин. Поэтому донатором предшественников лигнина является только флоридзин, особенно его связанная форма. Это подтверждается еще тем, что содержание связанного флоридзина коррелируется с активностью процесса лигнификации. В растущих побегах уровень содержания флоридзина низкий.

Поэтому весной процесс лигнификации совершается слабо, и рост клеток может совершаться путем растяжения их стенок.

В течение ночи в побегах уменьшается содержание флоретина, что связано с его глюкозидированием или переходом в флавонолы и дубильные вещества. Флавонолы, находящиеся на хроматограммах в зоне стимулятора 1, сильно стимулируют эмбриональный рост coleoptiles пшеницы. В зоне катехина также отмечается стимулирование эмбрионального роста. Для животных организмов эти соединения служат витамином Р. Флавонолы и катехины активируют окислительно-восстановительные процессы в цепи дыхания (Запрометов, 1964) и фотосинтеза (Сисакян, 1964). Они могут участвовать также в качестве кофакторов в ауксиновом обмене (Mumford et al., 1961; Бутенко, 1964). Отсутствие флавонолов в молодой древесине указывает на то, что эти соединения не имеют значения для растяжения клеток.

Утром, перед рассветом, в молодых побегах наблюдается максимум флоридзина, концентрация которого затем уменьшается вследствие активирования лигнификации. В связи с тем, что флоретиновая кислота на свету может активировать эмбриональный рост (Сарапуу, 1965), весьма вероятно, что п-оксифенилпропаноиды могут частично аминироваться:



Важным для объяснения действия укорочения дня на повышение содержания ингибитора, на рост и его торможение является тот факт, что искусственное удлинение темноты весной повышает в молодых побегах содержание флоридзина. При этих условиях содержание флоридзина в листьях уменьшается и повышается содержание флоретина. Это свидетельствует о том, что укорочение дня способствует деглюкозидированию флоридзина в листьях и его переходу в побеги, где он глюкозидируется. Позднее, в течение вегетации, фотопериодическая чувствительность, по-видимому, уменьшается.

Повышение содержания флоридзина в побегах активизирует процессы лигнификации, в связи с чем заканчивается рост. Повышенная концентрация флоридзина одновременно подавляет активность окислительного фосфорилирования. Кроме того, укорочение дня обуславливает уменьшение активности биосинтеза стимуляторов роста (Phillips, Wareing, 1958; Kawase, 1961).

Ночной минимум содержания свободного флоретина и флоридзина в коре в конце июля, по-видимому, связан с превращением этих соединений в древесине в связанную форму флоридзина. Для его синтеза используется также свободный флоридзин древесины.

Удлинение темноты обуславливает в этот период переход всех флавоноидов листьев, коры и древесины в связанный флоридзин древесины. Утром из связанного флоридзина возникают предшественники лигнина, так как при искусственном удлинении темноты продолжается повышение содержания связанного флоридзина.

В августе удлинение темноты обуславливает повышение связанного флоридзина также в коре. По-видимому, в этот период происходит интенсивная лигнификация клеток коры. Тот факт, что летом концентрация флоридзина повышается в древесине, а позднее, после радиального роста, также и в коре, свидетельствует о том, что роль флоридзина действительно связана с одревеснением побегов.

Высокое содержание связанного флоридзина характеризует повышенную активность лигнификации, так как флоридзин является донатором предшественников лигнина. Эти положения согласуются с данными, полученными в опытах с опрыскиванием сеянцев яблони растворами гиббереллина и флоридзина. Задержка в наступлении покоя и активирование роста гиббереллином сопровождается повышением содержания флоретина и уменьшением содержания флоридзина. Особенно сильно под действием гиббереллина уменьшается содержание связанного флоридзина в древесине. Следовательно, действие гиббереллина на рост побегов связано с метаболизмом флоридзина. Гиббереллин активирует деглюкозидирование флоридзина. Вследствие этого уменьшается активность лигнификации, а из флавонолов возникают физиологически активные вещества. Противоположное влияние на обмен флавоноидов оказывает опрыскивание листьев флоридзином.

Флоридзин является важным регулятором роста, от направления метаболизма которого зависит рост и покой у яблони. Он является у яблони также физиологическими «часами» (Биологические часы, 1964), так как направление его метаболизма зависит, в свою очередь, от условий освещения. Флоридзин согласует обмен веществ в растениях с сезонными изменениями внешней среды. Физиологическое значение флоридзина у яблони заключается в обуславливании окончания роста, что необходимо для отложения запасных веществ и вызревания побегов. Эти процессы способствуют более успешной перезимовке деревьев.

Выводы

1. В листьях, коре и древесине побегов у яблони в течение вегетации наблюдается определенный суточный и сезонный ритмы продуктов метаболизма флоридзина, которые зависят от фаз роста побегов и световых условий.

2. Свет в известной мере регулирует соотношение флоретина и флоридзина в тканях, от которого, в свою очередь, зависит активирование и торможение роста. Темнота обуславливает изменение метаболизма флавоноидов в побегах в направлении образования флоридзина и предшественников лигнина. Свет обуславливает деглюкозидирование флоридзина с образованием флоретина.

3. Укорочение дня обуславливает деглюкозидирование флоридзина и повышение флоретина в листьях, а также отток его в побеги. В древесине резко повышается содержание связанного флоридзина. Донатором предшественников лигнина следует считать связанный флоридзин, так как его содержание и динамика коррелируются с активностью лигнификации. Лигнифицируя на свету целлюлозные стенки клеток, которые являются матрицами при полимеризации оксифенилпропаноидов в лигнин, флоридзин тем самым ингибирует рост растяжением. Эмбриональный рост является менее чувствительным к повышенным концентрациям флоридзина.

4. Флоридзин является предшественником физиологически активных флавонолов, так как динамика его коррелируется с динамикой флавонолов. Флавонолы и возникающие из них катехины, активируя окислительно-восстановительные процессы, являются стимуляторами эмбрионального роста. Флоретин не является предшественником лигнина, потому что он осенью отсутствует в лигнифицирующихся тканях.

5. Опрыскивание листьев яблони летом раствором флоридзина обуславливает остановку роста и повышение содержания нативного флоридзина в побегах, особенно в древесине. Такой же направленности влияние, но несколько более слабое, оказывает и сокращение фотопериода. Естественное укорочение дня обуславливает изменение в метаболизме флоридзина, в результате чего повышается концентрация ингибитора, а вследствие этого рост ингибируется.

6. Гиббереллин оказывает противоположное флоридзину и укорочению дня действие. Прерывание перехода растений в состояние покоя гиббереллином связано с активированием вторичного роста и изменением метаболизма флоридзина. Гиббереллин обуславливает повышение флоретина в листьях и коре и уменьшение связанного флоридзина в древесине.

ЛИТЕРАТУРА

- Биологические часы. Изд. «Мир», М., 1964.
- Бутенко Р. Г. Культура изолированных тканей и физиология морфогенеза растений. Изд. «Наука», М., 1964.
- Запрометов М. Н. Биохимия катехинов. Изд. «Наука», М., 1964.
- Сарапуу Л. Флоридзин в качестве β -ингибитора и сезонная динамика продуктов его метаболизма в побегах яблони. Физиол. раст., 11, 607, 1964 а.
- Сарапуу Л. О физиологической роли флоридзина в качестве β -ингибитора и сезонной динамике регуляторов роста в побегах яблони. Ученые записки Тартуского гос. университета. Труды по физиологии и биохимии растений, 1, 91, 1964 б.
- Сарапуу Л. Физиологическое действие флоридзина при росте и покое у яблони. Физиол. раст., 12, 143, 1965.
- Сисакян Н. М., Бекина Р. М. Химизм фотосинтетического фосфорилирования. Изв. Акад. Наук, 2—3, 257 и 396, 1964.
- Avadhani P. N., Towers G. H. N. Fate of phenylalanine- C^{14} and cinnamic acid- C^{14} in *Malus* in relation to phloridzin synthesis. Canad. J. Biochem. and Physiol., 39, 1605, 1961.
- Davis B. D. La biosynthèse du noyau benzenique. Bull. Foc. Chim. Biol., 36, 947, 1954.
- Hutchinson A., Taper C. D., Towers G. H. N. Studies of phloridzin in *Malus*. Canad. J. Biochem. and Physiol., 37, 901, 1959.
- Freudenberg K. Biosynthesis and Constitution of Lignin. Nature, 183, 1152, 1959.
- Friedrich H. Die Biosynthese aromatischer Pflanzenstoffe. Pharmazie, 13, 349, 1958.
- Kawase M. Dormancy in *Betula* as a quantitative state. Plant Physiol., 36, 643, 1961.
- Mumford F. E., Smith D. H., Gastle J. E. An inhibitor of indoleacetic acid oxidase from pea tips. Plant Physiol. 36, 752, 1961.
- Phillips J. P., Wareing P. F. Effect of photoperiodic conditions on the level of growth inhibitors in *Acer pseudoplatanus*. Naturwissenschaften, 45, 317, 1958.

ОСОБЕННОСТИ ДЕЙСТВИЯ ГИББЕРЕЛЛИНА НА РАЗЛИЧНЫЕ ПО ЗИМОСТОЙКОСТИ ШИПОВНИКИ

А. М. Зигангиров

Институт биологии Башкирского госуниверситета

Результаты, полученные при применении гиббереллина на древесных растениях, еще не дают достаточных оснований для его широкого использования в плодоводстве, лесоводстве и т. д. Познание особенностей действия гиббереллина на древесные растения, отличающиеся различной устойчивостью (зимостойкостью), — важное условие для решения ряда вопросов по осуществлению широкого его использования в целях повышения продуктивности растений.

Работы К. А. Сергеевой и И. В. Кандаровой (1962—63) показали, что влияние гиббереллина на различные по зимостойкости древесные растения неодинаково.

Гиббереллин (гибберелловая кислота) мы вводили в скелетные ветви шиповников путем инъекции по Роучу. Водный раствор гиббереллина вводился перед началом периода роста побегов (10 мая) в 0,01%-ной концентрации по 100 мл на куст.

Рассмотрим, как влиял гиббереллин на физиологию зимостойких и незимостойких шиповников.

Под действием гиббереллина рост побегов у всех роз усиливается. У незимостойкой коричной и незимостойкой морщинистой розы прирост побегов был выше, чем у контрольных растений, соответственно в 1,6 и 1,3 раза. Эти розы, как обработанные гиббереллином, так и контрольные, закончили рост побегов одновременно.

У зимостойких же роз под влиянием гиббереллина рост побегов затянулся на 20 дней и прирост был выше, чем у контрольных растений, более чем в 3 раза.

У незимостойких роз под действием гиббереллина произошло более раннее цветение и созревание плодов, а у зимостойких роз эти и последующие фазы наступили позже, чем у контрольных растений.

Таким образом, у зимостойких роз гиббереллин вызвал сокращение вегетации, а у незимостойких — удлинение, что существенно отразилось на их зимостойкости.

Обследования после перезимовки показали, что верхушки почти всех побегов у обработанных гиббереллином зимостойких роз были повреждены морозом. Кроме того, 27% побегов у них было повреждено почти до середины. У контрольных растений таких повреждений не было. Незимостойкие розы также имели подобные повреждения, но их было меньше на одну треть (36%), чем у контрольных растений.

Интенсивность фотосинтеза у всех роз под действием гиббереллина была ниже, чем у контрольных растений, особенно в начале вегетации. Наиболее сильно интенсивность фотосинтеза снижалась у зимостойких роз. В середине же вегетации у этих роз она повысилась и почти до самого конца вегетации была выше, чем у контрольных растений.

У незимостойких роз интенсивность фотосинтеза под влиянием гиббереллина во второй половине вегетации была близка к интенсивности фотосинтеза контрольных растений или меньше (особенно к концу вегетации).

У незимостойких роз гиббереллин изменял сезонный ход интенсивности фотосинтеза в сторону приближения к сезонным изменениям интенсивности фотосинтеза зимостойких роз, т. е. в сторону повышения устойчивости. Зимостойкие розы по сезон-

ному изменению интенсивности фотосинтеза характеризовались как незимостойкие.

Сопоставление результатов влияния гиббереллина на содержание хлорофилла и фотосинтез роз свидетельствует о прямой зависимости изменения фотосинтеза от содержания хлорофилла.

У незимостойких роз содержание хлорофилла в листьях под действием гиббереллина снижалось незначительно и уже в июле было выше, чем у контрольных растений. В конце же вегетации у этих роз под действием гиббереллина содержание хлорофилла в листьях было ниже, чем у контрольных растений, что характерно для своевременно заканчивающих вегетацию роз.

Совершенно по-разному влиял гиббереллин также на интенсивность дыхания почек неодинаковых по зимостойкости шиповников в осенне-зимнее время. У зимостойких роз в течение этого времени интенсивность дыхания почек под действием гиббереллина была значительно выше, чем у контрольных растений. Подобные изменения интенсивности дыхания почек у зимостойких роз, несомненно, связаны с нарушением направленности обмена веществ. Об этом, например, может свидетельствовать также более низкая, чем у контрольных растений, интенсивность дыхания почек в начале следующей вегетации.

У незимостойких роз под действием гиббереллина интенсивность дыхания почек в течение осени и зимы была, как правило, ниже, чем у контрольных растений, тогда как в начале вегетации — выше или равна таковой у контрольных растений. На основании ряда исследований, а также наших работ с шиповниками, известно, что зимостойкие древесные растения отличаются от незимостойких более низкой интенсивностью дыхания почек в осенне-зимнее время.

Следует также отметить, что под действием гиббереллина почки зимостойких роз вышли из состояния «глубокого покоя» на 10 дней раньше, чем у контрольных растений, тогда как у незимостойких — на 10 дней позже.

Нами установлено, что у зимостойких роз под влиянием гиббереллина содержание общего и белкового азота в листьях в начале вегетации было ниже, чем у контрольных растений, и оставалось таким до середины вегетации. Во второй половине вегетации и особенно в конце у зимостойких роз содержание азота в листьях было выше, чем у контрольных растений.

У незимостойких роз под влиянием гиббереллина содержание азота в листьях в первой половине вегетации было выше или равно таковому у контрольных растений, а во второй половине вегетации снижалось.

Содержание общего и белкового азота в коре однолетних побегов под действием гиббереллина в осенне-зимнее время,

а также в начале вегетации у зимостойких роз ниже, чем у контрольных растений, в то время как у незимостойких выше.

Содержание фосфора в листьях зимостойких роз под влиянием гиббереллина в начале вегетации было ниже, чем у контрольных растений, на одну четверть. В середине вегетации оно было выше или таким же, как у контрольных растений, однако в августе вновь снизилось примерно на одну треть. В конце же вегетации содержание фосфора в листьях зимостойких роз, обработанных гиббереллином, было выше, чем у контрольных растений.

У незимостойких роз гиббереллин вызвал заметное повышение содержания фосфора в листьях в начале вегетации, и оно было выше, чем у контрольных растений, в течение остального периода, снизившись лишь к концу вегетации.

Гиббереллин оказал определенное влияние и на динамику фосфора в коре однолетних побегов роз.

Содержание фосфора в коре побегов под влиянием гиббереллина у зимостойких роз зимой и в начале вегетации заметно понизилось, а у незимостойких было выше, чем у контрольных растений.

Таким образом, гиббереллин оказал влияние на содержание азота и фосфора как незимостойких, так и зимостойких роз. Влияние гиббереллина у незимостойких роз проявилось в повышении содержания азота и фосфора в их органах, а у зимостойких — в снижении.

Следовательно, гиббереллин у незимостойких роз стимулировал, в то время как у зимостойких нарушал процессы азотного и фосфорного обмена.

Под влиянием гиббереллина в различных органах происходило также изменение содержания сахаров: у незимостойких роз в направлении повышения их устойчивости (зимостойкости), а у зимостойких — в направлении ее снижения.

Большой интерес представляет также изучение влияния гиббереллина на биофизико-химические процессы протоплазмы клеток растений. Рассмотрим, как влиял гиббереллин на десорбцию электролитов из клеток.

По нашим данным, десорбция электролитов из побегов зимостойких роз в течение осенне-зимнего периода, как правило, ниже, чем у незимостойких. Подобные отличия в десорбции электролитов из побегов зимостойких и незимостойких роз, так же как и из листьев, обуславливаются различной физиологической активностью протоплазмы клеток.

У зимостойких роз гиббереллин, начиная с конца периода роста побегов, в течение всех последующих периодов годичного цикла повысил десорбцию электролитов из побегов и, следовательно, снизил их зимостойкость, что согласуется с результатами наблюдений за перезимовкой роз. У незимостойких роз под

действием гиббереллина десорбция электролитов из побегов, начиная с конца августа, в течение всего времени исследований, как правило, была ниже, чем у контрольных растений, что можно поставить во взаимозависимость с наблюдавшимся повышением их зимостойкости.

Рассмотрим, как влиял гиббереллин на биоэлектрические потенциалы (БЭП) роз.

У зимостойких роз гиббереллин в период роста побегов весьма сильно уменьшил БЭП «покоя» побегов. У незимостойких роз снижение БЭП «покоя» побегов под действием гиббереллина было меньше, чем у зимостойких роз.

В периоды «скрытого роста», «глубокого и вынужденного покоя» БЭП «покоя» побегов зимостойких роз под действием гиббереллина значительно повысились, что отражает затягивание вегетации и недостаточную подготовленность их к зиме. У незимостойких роз БЭП «покоя» побегов под действием гиббереллина в это время изменялись в сторону приближения к БЭП «покоя» зимостойких роз, не обработанных гиббереллином, что также согласуется с изменением их ритма развития в сторону повышения устойчивости (зимостойкости). Интересно отметить, что у незимостойкой розы под действием гиббереллина в период «вынужденного покоя» не произошло резкого снижения БЭП «покоя» побегов, которое наблюдалось у контрольных растений в результате повреждающего действия мороза.

Обобщая изложенное, следует отметить следующее.

У всех роз непосредственно после введения гиббереллина в начале вегетации происходят нарушения обмена веществ, о которых свидетельствуют изменения интенсивности фотосинтеза и дыхания, содержания азота, фосфора и сахаров, биоэлектрических потенциалов и т. д. Эти изменения у зимостойких роз проявляются сильнее, чем у незимостойких. Нарушения обмена веществ после введения гиббереллина свидетельствуют о большой чувствительности протоплазмы клеток к изменению уровня содержания гиббереллинов.

В дальнейшем после введения гиббереллина в результате соответствующей перестройки направленности метаболизма протоплазма клеток приспособляется к более высокому уровню содержания гиббереллинов и этот уровень может даже способствовать более успешному развитию, как это наблюдалось у незимостойких роз. У зимостойких же роз повышение уровня гиббереллиноподобных веществ дозами, благоприятными для незимостойких роз, приводит к длительным нарушениям метаболизма и снижению устойчивости (зимостойкости).

Неодинаковое действие одной и той же дозы гиббереллина на зимостойкие и незимостойкие шиповники, очевидно, обусловлено различным уровнем гиббереллинов у них: у зимостойких растений — достаточный, у незимостойких — недостаточный

(Л. И. Сергеев). Следовательно, необходимы дифференцированные дозы гиббереллина при применении на различных по зимостойкости растениях. Примененный нами 0,01%-ный раствор гиббереллина может рекомендоваться для обработки лишь не-зимостойких роз.

ЛИТЕРАТУРА

- Зигангиров А. М. Физиологические исследования зимостойкости шиповников в Башкирии. В сб. «Физиология зимостойкости древесных растений». Изд. «Наука», М., 1961.
- Сергеев Л. И., Сергеева К. А., Мельников В. К. Морфо-физиологическая периодичность и зимостойкость древесных растений. Изд. БФАН СССР, Уфа, 1961.
- Сергеева К. А., Кандарова И. В. Влияние гиббереллина на плодовые растения. Химизация сельского хозяйства Башкирии, вып. 4—5, Уфа, 1962—63.
- Сергеев Л. И., Зигангиров А. М. Зимостойкость древесных растений Башкирии и их рациональное использование. В сб. «Вопросы рационального использования растительных ресурсов Южного Урала», Уфа, 1963.

О МЕТАБОЛИЗМЕ ОРГАНИЧЕСКИХ КИСЛОТ В КРАСНОМ КЛЕВЕРЕ ОСЕНЬЮ

Л. Каск

Эстонский научно-исследовательский институт земледелия и мелиорации

Широкое распространение органических кислот в растениях, их большое значение в обмене веществ — все это в течение последних десятилетий стимулировало усиление интереса к их исследованию. Как было выяснено, многие биологически активные вещества представляют собой органические кислоты или их дериваты. Например, витамин С является аскорбиновой кислотой, витамин РР — амидом никотиновой кислоты. Кислотные группы встречаются также и в пигментах, как, например, в хлорофилле и гемоглобине. Целый ряд органических кислот принимает в качестве химических звеньев участие в процессе дыхания, фотосинтеза, а также в синтезе белков, жиров и других веществ (Солдатенков, 1962).

Известно, что уже при прорастании семян и в дальнейшем в течение всего онтогенеза растений происходят глубокие изменения в содержании и составе органических кислот. Отмечается тесная связь между интенсивностью дыхания и содержанием органических кислот (Дубинина, 1961; Гунар и Петров-Спиридонов, 1962 и др.).

Содержание органических кислот осенью зависит как от протекающих в растении процессов, так и от влияющих на эти процессы изменений условий внешней среды.

В настоящей работе рассматривается изменение содержания органических кислот в период осенней закалки, когда процессы вегетативного роста замедляются вследствие понижения температуры и укорочения дня, и в растениях накапливаются запасные вещества.

Содержание органических кислот исследовалось у трех сортов красного клевера: местный поздний клевер 'Йыгева 205', ранний клевер 'Йыгева 433' и ранний клевер украинского происхождения 'Белоцерковский 3306'. Упомянутые сорта были посеяны в Харку на опытном поле Института экспериментальной биологии АН Эстонской ССР в первой половине мая 1961 года под ячмень. Покровная культура была убрана во второй половине августа. Начиная с сентября проводились биохимические анализы в листьях и корнях отдельно.

Содержание органических кислот определялось в зафиксированном и высушенном материале методом хроматографии на бумаге. Кислоты экстрагировались из подкисленного серной кислотой материала серным эфиром в течение 80 часов. После экстрагирования эфир выпаривался и остаток растворялся в дистиллированной воде. Полученный водный раствор очищался при помощи катионита КУ-1. В очищенном растворе органические кислоты переводились в их бариевые соли. Из смеси бариевых солей органических кислот монокарбоновые кислоты отделялись от ди- и трикарбоновых кислот по их различной растворимости в этаноле. В полученных фракциях определялось общее количество кислот, затем ди- и трикарбоновые кислоты разделялись хроматографическим методом. Для количественного определения от-

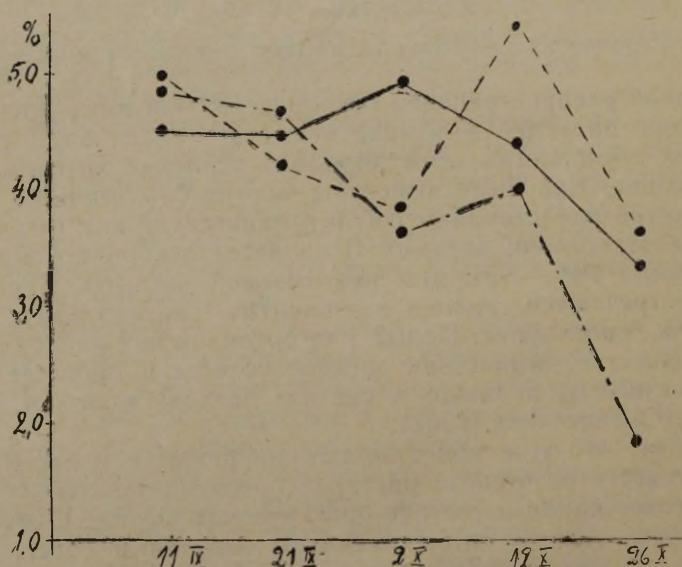


Рис. 1. Общее содержание органических кислот в листьях красного клевера (в % на сухое вещество).
 — 'Йыгева 205'; - - - 'Йыгева 433'; — · — 'Белоцерковский 3306' (на всех рисунках).

дельных кислот пятна на хроматограммах элюировались дистиллированной водой, и элюат титровался 0,02n NaOH. При вычислении количества отдельных кислот применялись соответствующие коэффициенты.

Общее количество органических кислот определялось путем титрования части очищенного раствора 0,02n раствором NaOH и их содержание вычислялось на яблочную кислоту.

Как известно, образование и метаболизм органических кислот в растениях тесно связаны с процессами дыхания и фотосинтеза. Органические кислоты принимают активное участие в обмене белков, углеводов и других веществ, вследствие чего их содержание в растениях непрерывно изменяется как в течение

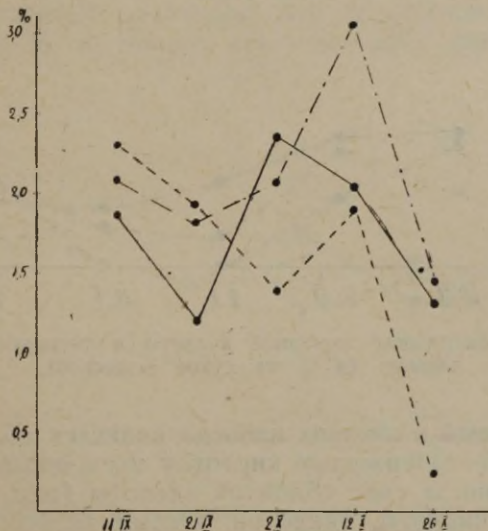


Рис. 2. Содержание яблочной кислоты в листьях красного клевера (в % на сухое вещество).

ние вегетационного периода, так и в ходе подготовки растений к зимовке. Осенью, наряду с общим физиологическим состоянием растений, на содержание органических кислот оказывают большое влияние низкие температуры и укорачивание длины дня.

Суммарное содержание органических кислот в листьях клевера приведено на рис. 1.

В течение сентября общее содержание органических кислот в листьях клевера 'Йыгева 205' является стабильным и составляет 4,5% от сухого веса. В начале октября этот показатель возрастает до 4,9%, а в дальнейшем непрерывно падает до 3,3%.

У ранних сортов клевера — 'Йыгева 433' и 'Белоцерковского 3306' содержание органических кислот в начале сентября несколько выше, чем у позднего клевера, составляя соответствен-

но 4,9 и 5,0%. Затем следует снижение их содержания до 3,7—3,8%. Впоследствии в листьях клевера 'Белоцерковский 3306' содержание органических кислот резко возрастает до 5,4% и очень быстро падает до прежнего уровня. В листьях клевера 'Иыгева 433' в середине октября наблюдается весьма небольшое увеличение содержания органических кислот, за которым следует очень резкое снижение до 1,8%. В то время минимальные температуры воздуха падают ниже 0°.

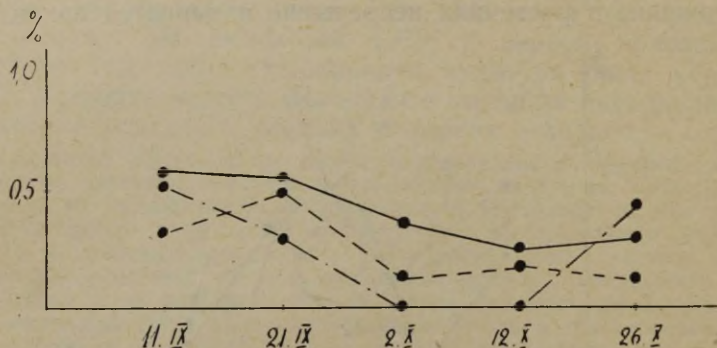


Рис. 3. Содержание лимонной кислоты в листьях красного клевера (в % на сухое вещество).

Доминирующей в листьях клевера является яблочная кислота, и изменение содержания кислот у всех сортов происходит преимущественно за счет яблочной кислоты (рис. 2). Содержание лимонной кислоты, напротив, весьма низкое, и в листьях сорта 'Белоцерковский 3306' она даже исчезает в период максимального содержания яблочной кислоты (рис. 3). При очень резком снижении содержания яблочной кислоты лимонная кислота появляется снова.

Яблочной кислоте приписывается очень важная роль в обмене веществ. Так как ее особенно много встречается в зеленых частях растений, то можно предполагать, что имеется тесная связь между накоплением яблочной кислоты и фотосинтезом (Солдатенков, Мазурова и Пантелеев, 1960). Первым устойчивым продуктом темновой фиксации CO_2 является яблочная кислота (Курсанов, Крюкова и Выскребенцева, 1953; Школьник, 1956 и др.). В реакциях декарбоксилирования и обратимого гликолиза синтез сахарозы происходит при участии яблочной кислоты (Benedict, Beevers, 1961), при помещении богатых углеводами листьев в атмосферу CO_2 накапливается в больших количествах яблочная кислота (Gyr Jeannine, 1961). Все это показывает, что яблочная кислота имеет большое значение как в метаболизме органических кислот, так и в обмене углеводов и белковых веществ.

Взаимные превращения лимонной и яблочной кислот уже давно известны. Лимонная кислота считается резервной формой сахара, которая легко поддается окислению. В виде лимонной кислоты сахар сохраняет весь углерод и 70% своей теплотворной способности. Лимонная кислота может использоваться для дыхания, а также при синтезе различных веществ (Солдатенков, Пантелеев и Мазурова, 1950). В листьях клевера содержание лимонной кислоты сравнительно низкое; ее накопление связано с изменением количества яблочной кислоты.

В листьях клевера по содержанию малонової кислоты занимает промежуточное положение между яблочной и лимонной кислотой (рис. 4). В течение всего осеннего периода ее содер-

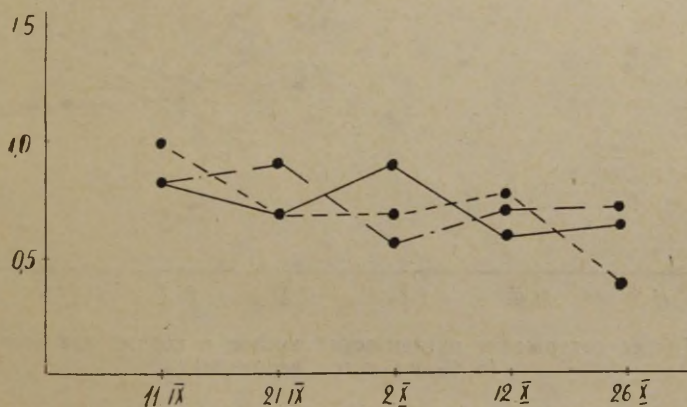


Рис. 4. Содержание малонової кислоты в листьях красного клевера (в % на сухое вещество).

жание изменяется меньше по сравнению с двумя другими кислотами. Хотя физиологическая функция малонової кислоты в растениях неизвестна, в настоящее время она рассматривается как активный метаболит, который принимает участие в процессах превращения других органических кислот.

Динамика содержания органических кислот в корнях клевера, по сравнению с листьями, имеет некоторые особенности (рис. 5). Общее содержание органических кислот в корнях в несколько раз ниже, чем в листьях, причем оно в течение осени непрерывно уменьшается. У ранних сортов поздней осенью содержание органических кислот в некоторой степени возрастает.

Общая картина изменения содержания органических кислот определяется малонової кислотой, которая в корнях, в отличие от листьев, является доминирующей кислотой (рис. 6).

Наличие в значительных количествах малонової кислоты в листьях и особенно в корнях клевера дает основание предполагать, что она играет определенную роль в процессах обмена

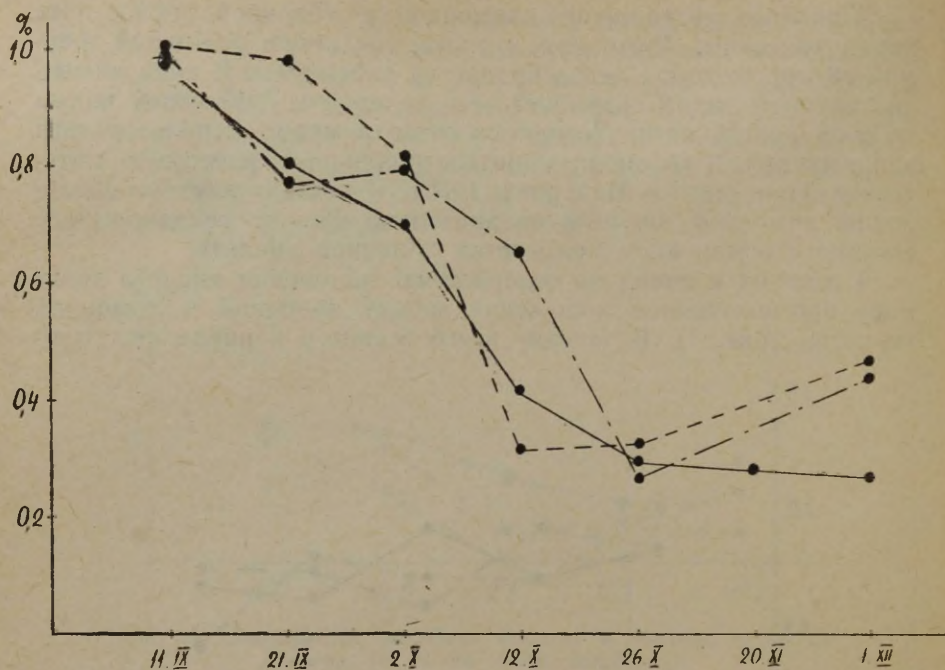


Рис. 5. Общее содержание органических кислот в корнях красного клевера (в % на сухое вещество).

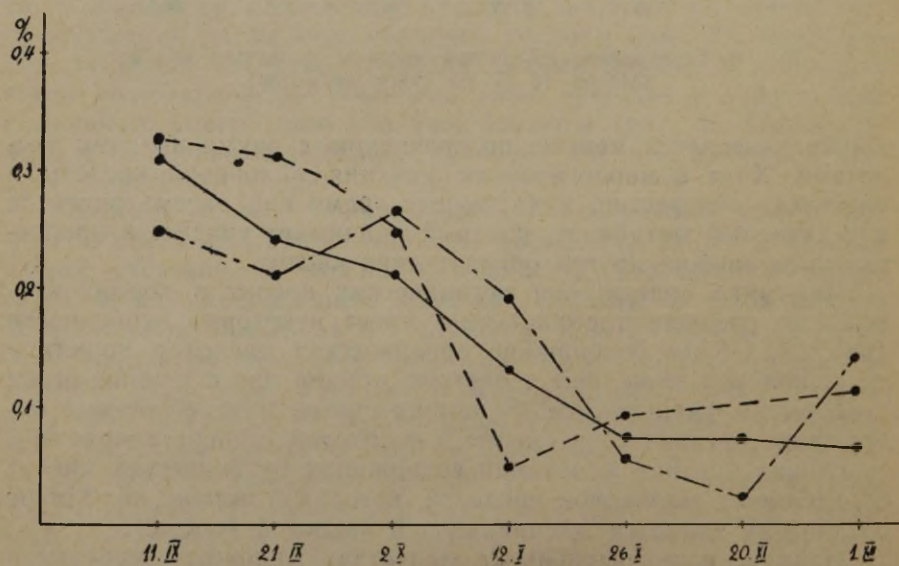


Рис. 6. Содержание малоновой кислоты в корнях красного клевера (в % на сухое вещество).

веществ. Хотя она и не входит в состав кислот цикла Кребса, но, вероятно, вместе с другими кислотами, является нормальным звеном в реакциях первичного кислотного распада углеводов.

Яблочной и лимонной кислоты содержится в корнях меньше (рис. 7 и 8). Изменение количества яблочной кислоты происхо-

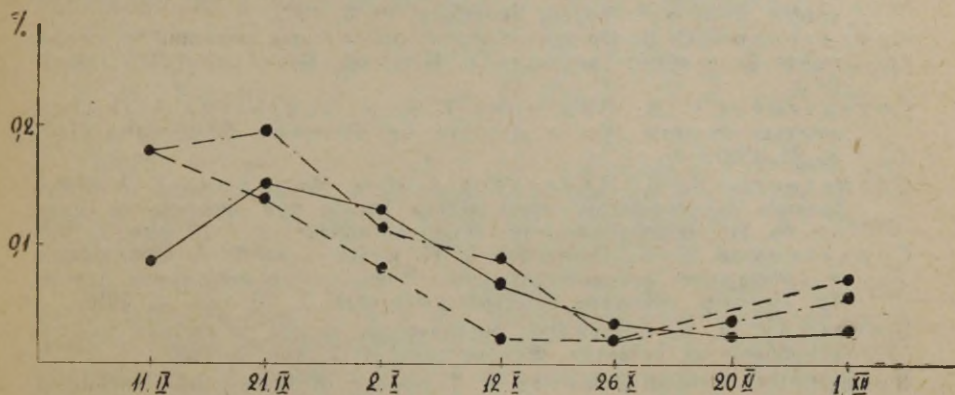


Рис. 7. Содержание яблочной кислоты в корнях красного клевера (в % на сухое вещество).

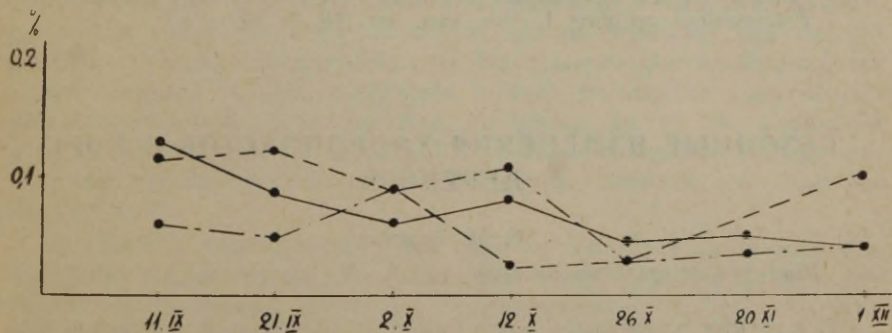


Рис. 8. Содержание лимонной кислоты в корнях красного клевера (в % на сухое вещество).

дит аналогично малоновой кислоте, содержание лимонной кислоты изменяется в течение осени в меньшей мере.

Следует отметить, что увеличение или уменьшение количества органических кислот в клевере в течение периода осенней заделки не имеет определенной закономерности. По годам проведения опытов картина изменения количества органических кислот не была одинаковой. Это обусловлено, по-видимому, различиями в физиологическом состоянии растений ко времени заделки, в активности процессов обмена веществ и в варьировании условий внешней среды.

ЛИТЕРАТУРА

- Дубинина И. М. Метаболизм корней при различном уровне аэрации. Физиол. раст., т. 8, вып. 4, 1961.
- Гунар И. И. и Петров-Спиридонов А. Е. Дыхание и превращение органических кислот в онтогенезе сои. Известия ТСХА, № 1 (44), 1962.
- Курсанов А. Л., Крюкова Н. Н. и Вискребенцева Э. И. Продукты темновой фиксации CO_2 , образующиеся в растении при питании углекислотой через корни. Биохимия, 18, 5, 1953.
- Солдатенков С. В. Органические кислоты высших растений и превращения их в обмене веществ. Тр. Петергоф. Биол. ин-та ЛГУ, № 19, 1962.
- Солдатенков С. В., Мазурова Т. А. и Пантелеев А. Н. Органические кислоты лука и шпината. Тр. Петергоф. Биол. ин-та ЛГУ, № 28, 1960.
- Солдатенков С. В., Пантелеев А. Н. и Мазурова Т. А. Образование и превращение органических кислот при прорастании семян злаков. Тр. Ленингр. общества естествоиспытателей, т. 70, вып. 3, 1950.
- Солдатенков С. В., Пантелеев А. Н. и Мазурова Т. А. Образование и превращение органических кислот при прорастании семян злаков. Тр. Ленингр. общества естествоиспытателей, т. 70, вып. 3, 1950.
- Школьник М. Я. Содержание органических кислот, в листьях томатов в процессе их развития. Физиол. раст., т. 3, вып. 3, 1956.
- Benedict C. R. and Beevers H. Formation of sucrose from malate in germinating castor beans. I. Conversion of malate to phosphoenolpyruvate. Plant Physiol., № 5, 1961.
- Gyr Jeannine. Le métabolisme des acides organiques dans les feuilles de *Pelargonium peltatum* L. Rev. gén. bot., 68, № 809, 1961.

СЕЗОННЫЕ ИЗМЕНЕНИЯ ХЛОРОПЛАСТОВ В КОРЕ ДЕРЕВЬЕВ

Е. И. Барская

Институт физиологии растений им. К. А. Тимирязева АН СССР

В клетках древесных растений при переходе в состояние покоя происходят глубокие физиолого-морфологические изменения, сопровождающиеся структурно-биохимическими изменениями протоплазмы и клеточных органелл (П. А. Генкель и Е. З. Окнина, 1948, 1954; П. А. Генкель и О. А. Ситникова, 1953 и др.).

Было показано, что у растений, находящихся в состоянии покоя, резко снижается активность физиологических процессов, в том числе и фотосинтез (П. А. Генкель и Л. С. Литвинов, 1930; Л. А. Иванов и И. М. Орлова, 1931 и др.). Снижение интенсивности или приостановка фотосинтетического процесса в зимний период могут быть в значительной степени объяснены изменением состояния хлоропластов в это время, что и побудило многих авторов исследовать этот вопрос.

Несмотря на то, что зимнее состояние пластид изучается давно, однако до последнего времени еще не сложилось единого мнения по этому вопросу.

Как известно, одни исследователи стоят на точке зрения существования процесса агглютинации хлоропластов и рассматривают это явление как естественный физиологический процесс, происходящий в жизнедеятельной клетке в холодное время года (J. T. Lewis a. G. M. Tuttle, 1920; В. Г. Александров и М. И. Савченко, 1950; В. Х. Тутаюк и Ю. М. Агаев, 1956; Д. Ф. Проценко и К. И. Богомаз, 1957; Л. К. Полищук, П. К. Сенкевич и М. П. Кельник, 1959 и др.).

Другие авторы утверждают, что хлоропласты в тканях растений в зимнее время сохраняют свою целостность (А. В. Рязанцев, 1930; D. Starostin, 1956; E. Mikulska, 1957; K. Holzer, 1958; П. А. Генкель и Р. С. Морозова, 1957, 1959 и др.).

Было показано (П. А. Генкель, Е. И. Барская, 1960; Е. И. Барская, 1961, 1962), что наблюдавшаяся многими авторами и нами агглютинация пластид в листьях вечнозеленых растений, в том числе и в хвое, является ответной необратимой реакцией их на повреждающие воздействия (химические, механические, термические). При этом было подчеркнуто, что отсутствие в зимнее время структурных изменений пластид, наблюдаемых в световом микроскопе, вовсе не отрицает весьма вероятных субмикроскопических и биохимических изменений их в этот период. Подтверждением этому являются электронномикроскопические исследования, проведенные П. А. Генкелем и Р. С. Морозовой (1957, 1959) и обнаружившие сезонные изменения субмикроскопической структуры пластид в листьях маргаритки.

В связи с вышеизложенным весьма интересным и важным является вопрос о зимнем состоянии хлоропластов в коре деревьев. В настоящее время на основании ряда работ показано, что пластиды феллодермы представляют собою не «реликтовый хлорофиллоносный аппарат», но способны к активной фотосинтетической деятельности (А. Л. Курсанов, Н. Н. Крюкова, Б. Б. Вартапетян, 1952; С. Я. Соколов 1953; Ф. А. Александров, 1959).

Целью настоящей работы было выяснение состояния хлоропластов в коре древесно-кустарниковых пород в зимнее время, когда замедляются или приостанавливаются физиологические процессы, в том числе и фотосинтез. Что происходит с хлоропластами коры, когда растение переходит в состояние зимнего покоя?

В работу были включены более 25 видов деревьев и кустарников, характеризующихся различной морозоустойчивостью и

произрастающих в условиях средней полосы СССР (Москва) и на юго-западе нашей страны, в Молдавии (Кишинев)*.

На тангентальных срезах с 1—2-летних побегов проводились прижизненные наблюдения, которые обязательно сопровождались плазмолитическим контролем, так как ранее (П. А. Генкель, Е. И. Барская, 1960; Е. И. Барская, 1961, 1962) было показано, что о состоянии хлоропластов можно судить путем наблюдения их в неповрежденной клетке.

Исследовались также постоянные микропрепараты, изготовленные из фиксированной коры. Прижизненные наблюдения хлоропластов и фиксации материала проводились несколько раз в году в течение 1959—1963 гг.

Результаты исследований

Летом, у вегетирующих растений всех исследованных видов, пластиды обычно располагаются в клетке в постенном слое плазмы.

Осенью, обычно во второй половине октября—начале ноября, изучение пластид в коре становится все более затруднительным из-за необычайно легкой повреждаемости их при изготовлении среза и наступающей в связи с этим последующей деструкцией. Такое состояние их продолжается в течение всей зимы и в начале весны, вплоть до выхода растений из зимнего покоя.

Анализы пластид более 25 видов древесно-кустарниковых пород, проведенные в течение осенне-зимне-весеннего периодов 1959—1962 гг., а также в суровую зиму 1962/63 гг., когда даже в Кишиневе в январе стояли морозы до $-20-30^{\circ}$, показали, что хлоропласты в естественном состоянии в неповрежденных клетках коры деревьев, находящихся в состоянии покоя, не претерпевают деструктивных изменений, они сохраняют свою целостность так же, как в клетках вегетирующих растений. Однако, по-видимому, изменяется их субмикроскопическая структура.

Известно, что при переходе растений в состояние покоя в клетках происходят весьма существенные физиологические и биохимические изменения, способствующие лучшему перенесению тканями зимних невзгод. Кроме того, в таких клетках проходят важные физиологические процессы, подготавливающие растение к активной деятельности в последующий период вегетации. В состоянии покоя изменяется коллоидно-химическое со-

* Выражаю глубокую благодарность директору Ботанического сада АН МССР Т. С. Гейдеман и зав. отделом дендрофлоры Сада Б. Г. Холоденко за предоставление возможности пользоваться опытным материалом.

стояние плазмы и ядра, а также других органоидов клетки, в том числе и хлоропластов.

Хлоропласты зимующих растений, по-видимому, не активны: они не содержат крахмала или содержат его весьма мало (отрицательная или слабая реакция с раствором Люголя), в то время как пластиды вегетирующих растений обычно содержат крахмал.

Субмикроскопическая структура хлоропластов в холодное время года изменяется таким образом, что становится весьма чувствительной к повреждающим воздействиям (химическим или механическим). Как уже указывалось, пластиды повреж-

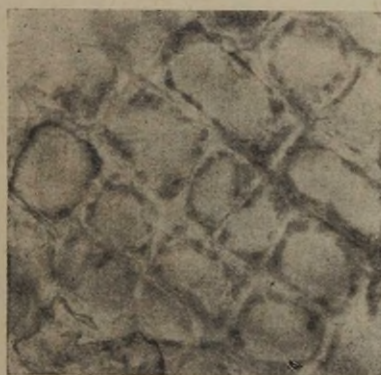


Рис. 1. Хлоропласты в живых клетках коры яблони зимой. Микрофото.

денных клеток в это время довольно быстро агглютинируют. Пребывание срезов в воде также более или менее быстро приводит хлоропласты к разбуханию и последующей деструкции.

Важно подчеркнуть, что время наступления деструкции при повреждении клеток у разных видов деревьев различно. У некоторых видов пластиды характеризуются повышенной стойкостью и даже после длительного их изучения в воде остаются на препарате неизменными, у других довольно скоро начинает появляться зернистость, сопровождающаяся разбуханием, нередко наступает крайняя деструкция пластид. Систематическое положение вида играет, по-видимому, некоторую роль, замечено, что у более древних видов стойкость пластид несколько ниже, чем у более молодых видов.

Что касается связи этого явления с морозостойкостью растений, то строгой коррелятивной зависимости между степенью повреждаемости пластид и морозостойкостью установить не удалось.

Пластиды коры разных видов древесных пород, сохраняя свою целостность, отличаются, однако, размерами, интенсивностью зеленой окраски и, главным образом, характером распределения в клетке.

У одних из них пластиды располагаются в клетке разрозненно, не отличаясь в этом отношении от летних хлоропластов. Такие картины встречались, например, у яблони (рис. 1). У других видов хлоропласты лежат в клетке сгруппированными по 3—5, как, например, у клена и облепихи (рис. 2, 3). Весьма часто зимние хлоропласты скучиваются у полюсов клетки (сирень) или же вокруг ядра (ива).

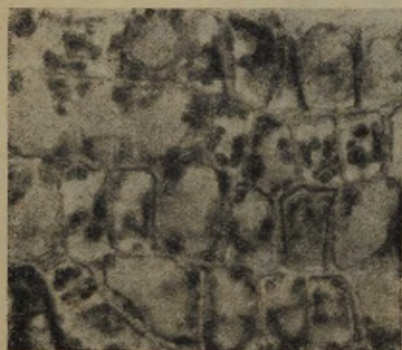


Рис. 2. Хлоропласты в живых клетках коры клена остролистного зимой. Микрофото.

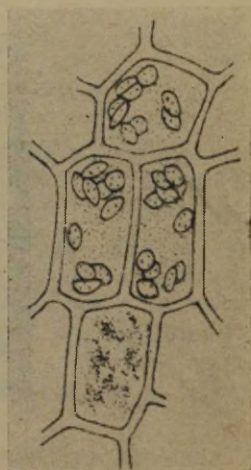


Рис. 3. Хлоропласты в живых клетках облепихи крушиновидной (*Hipporhamphoides*); в поврежденной клетке «диффузный хлорофилл».

Нередко в одной и той же ткани наряду с клетками, где хлоропласты скучены вокруг ядра, встречаются клетки с разрозненными пластидами или скученными у полюсов (рис. 4, 5).

Своеобразное, скученное в той или иной степени, зимнее расположение пластид, у большинства растений отличающееся от летнего, может свидетельствовать о прекращении ими активной деятельности.

Как известно, хлоропластам вегетирующего растения свойственно постенное расположение в клетке. Было показано (Барская, 1961), что на свету фотосинтезирующие пластиды локализуются близ межклетников, в то время как в темноте, при

прекращении фотосинтеза, они принимают беспорядочное расположение. Локализация их не приурочена строго к межклетникам, поскольку в темноте фотосинтез прекращается и необ-

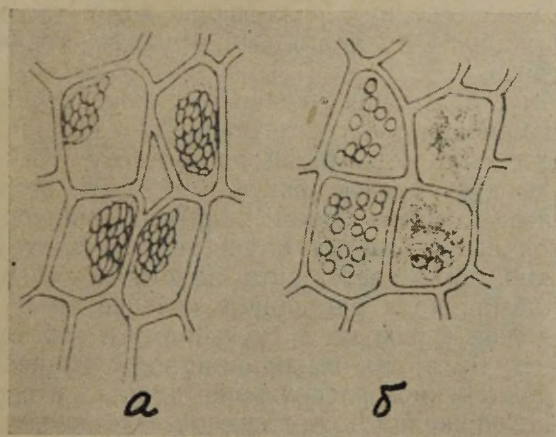


Рис. 4. Клетки феллодермы ясеня зеленого (*Fraxinus viridis* Michx.). а — в периферической части коры хлоропласты скучены; б — в более внутренних тканях хлоропласты разрознены; в поврежденных клетках пластиды разрушены, виден «диффузный хлорофилл».

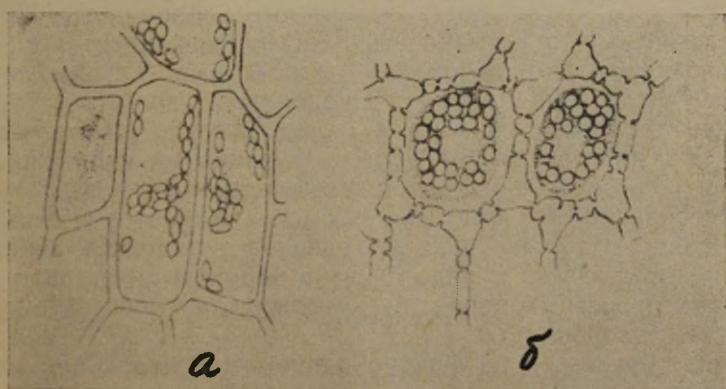


Рис. 5. Клетки феллодермы ясеня обыкновенного (*Fraxinus excelsior* L.).

Обозначения те же, что и на рис. 4.

ходимость локализации хлоропластов близ источника углекислоты — межклетников — теряет биологический смысл. По-видимому, в зимнее время, когда приостанавливается активная

деятельность, постенное расположение пластид в клетке теряет биологический смысл. Вместе с тем, в это время приобретают важное значение контакты пластид с ядром.

Из данных литературы известно, что в изменениях пластидного аппарата несомненную роль играет ядро, так как показано, что между ядром и пластидами имеет место физиологическая взаимосвязь.

По-видимому, благодаря указанному контакту в пластидах происходят изменения, способствующие повышению их активности во время выхода растений из состояния зимнего покоя. Кроме того, следует предположить, что контакт хлоропластов с ядром в зимнее время может являться защитной реакцией крайне неустойчивых пластид к действию низких температур. Этим, возможно, объясняется, что пластиды большинства исследованных нами видов растений в осеннее время от постенного расположения переходят к скученному в той или иной степени состоянию. Во время выхода растений из зимнего покоя наблюдается постепенное расхождение пластид и переход их от скученного расположения к постенному, что неоднократно наблюдалось нами у ивы, сирени и многих других растений.

Наряду с прижизненными наблюдениями, когда о хлоропластах мы судили только лишь по их состоянию в живых (плазматизирующихся) клетках, проводилось также изучение фиксированного материала.

Как было показано ранее (Генкель, Барская, 1960; Барская, 1962), в фиксированных листьях вечнозеленых растений, в том числе и в хвое, сохраняются отчетливые хлоропласты. Правда, было замечено, что сохранность пластид зависит от примененных фиксаторов. При работе с хлоропластами коры выбор подходящего фиксатора приобрел еще большее значение, так как фиксация хлоропластов коры в разнообразных смесях показала, что в зимнее время они более отзывчивы на повреждающие химические воздействия, чем пластиды листьев в этот же период. В большинстве примененных нами фиксаторов пластиды разрушались, и только лишь применение сулемового фиксатора Гелли позволило нам в ряде случаев получить препараты коры некоторых древесных пород, на которых удавалось рассмотреть отчетливые хлоропласты.

Таким образом, и на фиксированном материале при наблюдении в световом микроскопе было установлено, что хлоропласты коры, сохраняя свою целостность, претерпевают более глубокие субмикроскопические изменения, чем пластиды зимующих листьев, и вследствие этого более отзывчивы на повреждающие химические воздействия.

Проведенное исследование показало, что хлоропласты коры древесных пород, произрастающих как в условиях средней полосы СССР (Москва), так и в условиях юго-запада (Кишинев)

разрозненны и располагаются в клетке в постенном слое плазмы. В это время они отличаются повышенной стойкостью к повреждающим воздействиям: при проведении прижизненных наблюдений они сохраняются в клетках лучше, чем в аналогичных препаратах осенне-зимнего периода. Пластиды хорошо просматриваются также и на постоянных препаратах, полученных с коры древесных пород, фиксированной разнообразными фиксаторами.

Следует предположить, что повышенная стойкость пластид в летнее время обусловлена особой субмикроскопической структурой, характерной для них в период их активной деятельности у вегетирующих растений.

В осенне-зимний период и в начале весны прижизненные наблюдения и изучение постоянных препаратов показывают, что структура хлоропласта не испытывает каких-либо существенных изменений, видимых в световом микроскопе, они сохраняют свою целостность. Но при переходе растений в состояние покоя, когда активность физиологических процессов в тканях в значительной степени снижается, происходят изменения субмикроскопической структуры органелл клеток, в том числе и пластид.

Эти изменения пластид, связанные с прекращением их активной деятельности, сопровождаются потерей их устойчивости к повреждающим воздействиям.

Проведенное с помощью светового микроскопа исследование еще раз подтвердило основное, высказанное нами ранее положение о том, что в живых клетках растений, находящихся в состоянии зимнего покоя, хлоропласты сохраняют свою целостность и не испытывают деструктивных изменений.

Чрезвычайно легкая повреждаемость пластид зимой, следствием чего является их агглютинация и превращение в «диффузный хлорофилл», привела многих исследователей к ошибочному представлению о существовании в зимнее время процесса агглютинации, как естественного физиологического процесса.

В действительности можно считать доказанным, что агглютинация пластид является необратимым процессом, наступающим в некротированной клетке в результате каких-либо повреждающих воздействий. Особенно часто агглютинацию пластид наблюдают в клетках зимующих растений, что, как уже указывалось, связано, по-видимому, с глубокими субмикроскопическими изменениями, происходящими в пластидах.

Весьма существенным отличием зимних пластид от летних в коре древесных пород является их особое, характерное для разных видов растений, расположение в клетке, от постенно-разрозненного до скупенного в разной степени, отдельными группами, у полюсов или компактно вокруг ядра.

Данные нашей работы говорят о настоящей необходимости электронно-микроскопического изучения зимующих хлоро-

пластов коры. Практически решение этой задачи встречает значительные трудности, заключающиеся в отсутствии пока еще надежных электронно-микроскопических фиксаторов, которые сохраняли бы неповрежденными особо чувствительные к ним в зимнее время пластиды, что позволило бы, таким образом, избежать изучения в электронном микроскопе посмертно измененных структур.

Электронно-микроскопическое изучение зимних хлоропластов коры несомненно поможет дать ответ на вопрос о причине чрезвычайно легкой повреждаемости пластид в зимнее время.

Выводы

1. Хлоропласты коры древесно-кустарниковых пород в холодное время года сохраняют свою целостность и в живой клетке не агглютинируют.

2. Зимнее расположение хлоропластов в клетке у ряда древесных растений отличается от такового в летнее время, а именно: пластиды могут быть скучены в небольшие группы по 3—5, сосредоточены у полюсов клетки или тесно скучены вокруг ядра.

3. В холодное время года ослабляется или прекращается активная деятельность хлоропластов (отсутствие крахмала), следствием чего является снижение их устойчивости к повреждающим воздействиям. Последнее, по-видимому, обусловлено изменением субмикроскопической структуры хлоропластов.

4. В зимнее время хлоропласты феллодермы теряют свою устойчивость к повреждающим воздействиям (химическим и механическим), поэтому при изготовлении препаратов, когда возможно повреждение клетки и ее органелл, нередко наряду с целыми хлоропластами встречаются и агглютинированные в разной степени. Последнее является причиной ошибочного представления некоторых исследователей о наличии процесса агглютинации пластид как естественного физиологического процесса, происходящего в живой клетке в зимнее время.

Работа выполнена в лаборатории физиологии устойчивости растений ИФР АН СССР под руководством проф. П. А. Генкеля, которому выражаю глубокую благодарность.

ЛИТЕРАТУРА

- Александров В. Г., Савченко М. И. О состоянии зеленых пластид коры деревьев в зимний период. Тр. Бот. ин-та им. В. Л. Комарова АН СССР, сер. VII, вып. 1, 1950.
- Александров Ф. А. Роль хлорофилловых зерен в возобновлении жизнедеятельности яблони, поврежденных морозом. Тр. конф. «Проблемы фотосинтеза», 1959.

- Барская Е. И. К методике микроскопического изучения хлоропластов. Бот. журн., т. 46, в. 10, 1961.
- Барская Е. И. О состоянии хлоропластов в зимующих листьях вечнозеленых растений. Физиол. раст., т. 9, в. 4, 1962.
- Генкель П. А. и Литвинов Л. С. О сезонных изменениях фотосинтетической особенности некоторых растений. Изв. биологич. научно-иссл. ин-та и биолог. станции при Пермском гос. ун-те, т. VII, в. 3, 1930.
- Генкель П. А. и Окнина Е. З. Состояние покоя у растений как процесс обособления протоплазмы клеток. Тр. ИФР АН СССР, т. VI, в. 1, 1948.
- Генкель П. А. и Окнина Е. З. Диагностика морозоустойчивости растений по глубине покоя их тканей и клеток. (Метод. указание). Изд. АН СССР, М., 1954.
- Генкель П. А. и Ситникова О. А. Состояние покоя у растений и морозоустойчивость. Тр. ИФР АН СССР, т. VIII, в. 1, 1953.
- Генкель П. А. и Морозов Р. С. Электронномикроскопическое исследование хлоропластов *Bellis perennis* L. в связи с переходом в состояние зимнего покоя. Физиол. раст., т. 4, в. 6, 1957.
- Генкель П. А. и Морозов Р. С. Электронномикроскопическое исследование хлоропластов *Bellis perennis* L. в весенний период. Физиол. раст., т. 6, в. 5, 1959.
- Генкель П. А., Барская Е. И. О сезонных изменениях хлоропластов ели. Физиол. раст., т. 7, в. 6, 1960.
- Иванов Л. А. и Орлова И. М. К вопросу о зимнем фотосинтезе наших хвойных. Журн. Русск. ботан. об-ва, т. 16, № 2—3, 1031.
- Курсанов А. Л., Крюкова Н. Н., Вартапетян Б. Б. Движение по растению углекислоты, поступающей через корни. ДАН СССР, 85, № 4, 1952.
- Полищук Л. К., Сенкевич П. К. и Кельник М. П. Дослідження стану хлоропласті кори горіха (*Juglans*) у зимово-весняний період. Українськ. бот. ж., т. 16, № 13, 1959.
- Проценко Д. Ф., Богомаз К. І. Зміна стану пластидного апарату у різних по морозостійкості дерев як пристувальна ознака. Наукові зап. КДУ, т. 16, в. 1, 1957.
- Рязанцев А. В. К вопросу о сезонных изменениях ассимиляционного аппарата у некоторых вечнозеленых растений. Изв. биол. н.-и. ин-та и биол. станции при Пермск. гос. унив., т. 7, в. 3, 1930.
- Соколов С. Я. Хлорофилл в древесине ветвей. Бот. ж., т. 38, № 5, 1953.
- Тутаюк В. Х., Агаев Ю. М. Поведение зеленых пластид в плодовых и ростовых побегах некоторых плодовых деревьев в условиях сухого субтропического климата. Изв. АН Азерб. ССР, № 5, 1956.
- Holzer K. Die winterlichen Veränderungen der Assimilationszellen von Zirbe (*Pinus cembra* L.) und Fichte (*Picea excelsa* Link) an der alpinen Wäldgrenze. Oesterr. bot. Z. 105, 29/9, 1958.
- Lewis J. F. and Tuttle G. M. Osmotic Properties of Some Plant Cells at Low Temperatures. Annals of Bot. 34, 405, 1920.
- Mikulska E. Chloroplasty w lisciach roślin zimozielonych. Acta soc. bot. Pol. 26, 1957.
- Starostin G. Observatii Starii Chloroplastelor din Scoarta Arborilor si din Frunzele Persistente in Timpul Iernii. An. Stiin. ale Univ. «Al. I. Cuza» din Iasi (Ser. Noua), Sect. II, Tom. II, Fasc. 2, 1956.

О ГОДИЧНОМ ЦИКЛЕ РАЗВИТИЯ ПОЧЕК У ДРЕВЕСНЫХ ПОРОД

Р. Пийр

Эстонский научно-исследовательский институт земледелия и мелиорации

Периодичность изменения климатических условий в течение года в умеренной зоне накладывает глубокий отпечаток на рост и развитие многолетних растений. С наступлением весны процессы внутреннего роста и дифференцировки в почках лиственных пород активизируются и происходит их распускание. Начинается период интенсивной жизнедеятельности многолетних растений — период вегетации. Спустя еще некоторое время, начинается постепенно проявляться и период покоя. К концу лета интенсивность периода покоя достигает максимума и происходит листопад. Период покоя продолжается до следующей весны или, точнее, до начала новой вегетации, и ритм развития повторяется снова. В каких соотношениях находятся между собой периоды вегетации и покоя, как они связаны между собой и обуславливают друг друга, на какие фазы эти периоды делятся и, наконец, какое практическое значение имеет изучение их — этим вопросам и посвящена настоящая статья. Физиологическая сторона указанных вопросов нашла отражение в ряде статей настоящего сборника (Генкель, Окнина, 1966; Перк, 1966 и др.).

Если проследить за распусканием почек в начале вегетации, то можно заметить, что не все почки распускаются одновременно в пределах даже одного растения, не говоря уже о представителях одного вида в разных условиях обитания. Часть почек вовсе не распускается; они остаются в покоящемся состоянии. Из распустившихся почек чаще всего появляются побеги, на них цветки (или соцветия) и листья. В пазухах листьев закладываются новые зимующие почки. Во второй половине лета рост побегов прекращается после заложения и замыкания на них верхушечной почки. Происходит постепенное затухание вегетации растений, завершающейся в октябре листопадом.

Закономерности периода вегетации растений, в том числе и у древесных пород, изучены достаточно подробно, и фазы вегетационного периода под названием фенофаз общеизвестны. Исходя из этого, мы остановимся ниже подробнее на значении периода покоя и его составляющих фаз в общем цикле развития многолетних древесных пород.

Изучение периода покоя нами проводилось в течение четырех лет (с июня 1957 г. по апрель 1961 г.) у 12 видов дикорастущих лиственных древесных пород: клен остролистный (*Acer platanoides*), береза бородавчатая (*Betula verrucosa*), рябина

Количество распутившихся почек (А) и число дней (Б), потребовавшихся для их распускания, на разных фазах периода покоя

[illegible]

Примечание: I — первая половина месяца; II — вторая половина месяца

завшихся для их распускания, на разных фазах периода покоя

Дуб черешчатый						Лещина обыкновен.						Черемуха обыкновен.						Ольха серая						Осина						Жимолость лесная						Смородина красная						
1958/59		1959/60		1960/61		1958/59		1959/60		1960/61		1958/59		1959/60		1960/61		1958/59		1959/60		1960/61		1958/59		1959/60		1960/61		1958/59		1959/60		1960/61								
А	Б	А	Б	А	Б	А	Б	А	Б	А	Б	А	Б	А	Б	А	Б	А	Б	А	Б	А	Б	А	Б	А	Б	А	Б	А	Б	А	Б	А	Б							
21	57	26	44	31		87	39	54	31	27	35	3	18	18	31	10	20	88	27	84	24	97	43	43	39	35	26	30	41	62	35	31	31	59	30	1	29	6	25	11	13	
16	28	20	23	28		21	28	6	29	8	30	—	—	9	20	134	45	97	29	71	26	63	28	47	32	33	28	19	34	21	25	36	21	23	28	4	35	8	26	4	29	
6	7	25	11	34		—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	29	29	22	26	162	25	19	6	27	28	43	27	36	28	3	41	12	27	—	—	—	—	—	—	
31	1	18	—	—		—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	11	18	9	17	95	27	—	—	11	19	4	27	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	
—	—	—	—	—		—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	1	27	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	
—	—	—	—	—		—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	
—	—	—	—	—		—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	
—	—	—	—	—		—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	
—	—	—	—	—		—	—	—	—	—	—	3	78	4	85	5	65	—	—	20	112	17	122	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
—	—	—	—	—		—	—	—	—	—	—	7	74	8	85	1	30	—	—	41	96	19	89	3	88	—	—	3	54	4	87	—	—	3	53	—	—	—	—	1	79	
—	—	—	—	—		2	79	3	58	4	56	10	53	8	37	11	26	12	74	22	80	17	65	9	72	6	58	7	54	4	45	4	41	1	37	—	—	2	61	4	56	
—	—	—	—	—		3	44	1	65	3	55	24	45	3	15	15	18	1	56	20	69	20	75	3	33	3	49	5	44	15	32	9	26	17	18	5	37	19	45	6	49	
—	3	58	2	50		16	43	8	48	10	48	32	27	25	27	19	28	8	93	26	52	32	57	16	40	4	43	5	42	27	20	16	30	8	20	9	26	7	44	4	34	
5	9	45	4	35		10	36	11	45	15	44	58	17	16	25	26	23	13	53	16	79	14	44	4	38	7	39	9	37	24	15	15	28	6	18	6	25	20	39	6	23	
5	7	43	11	38		6	34	5	32	22	41	41	20	22	20	31	16	10	50	16	66	41	49	7	47	6	32	6	38	21	23	8	32	18	24	18	34	29	30	12	32	
7	16	37	6	27		19	30	19	34	22	25	50	8	30	13	26	8	33	56	20	46	20	37	10	34	6	24	11	22	10	23	12	18	7	33	6	27	23	27	28	23	
9	4	35	13	34		27	22	23	28	17	22	16	5	28	13	18	15	12	30	27	33	41	36	10	22	2	24	9	22	22	19	10	24	6	16	17	22	28	28	9	17	
1	3	23	4	25		15	18	22	21	21	15	20	8	27	7	31	11	34	21	25	42	46	22	21	15	8	26	1	16	7	31	1	11	3	14	31	11	27	17	22	15	
5	2	27	9	21		18	12	11	15	27	8	34	11	30	7	22	7	26	22	52	21	28	26	9	28	11	23	13	18	12	26	13	21	19	11	32	17	17	23	23	17	
3	5	19	22	18		21	7	12	12	33	11	87	2	32	9	35	10	33	15	37	12	67	11	10	26	14	21	15	18	20	27	12	9	23	10	87	12	27	17	63	13	

обыкновенная (*Sorbus aucuparia*), ильм (*Ulmus scabra*), сирень обыкновенная (*Syringa vulgaris*), лещина обыкновенная (*Corylus avellana*), черемуха обыкновенная (*Prunus racemosa*), ольха серая (*Alnus incana*), дуб черешчатый (*Quercus robur*), осина (*Populus tremula*), жимолость лесная (*Lonicera xylosteum*), и смородина красная (*Ribes vulgare*). Полученные результаты приведены в табл. 1.

В начале лета закладывающиеся в пазухах листьев почки имеют вид зеленой чешуйки и остаются в таком малозаметном состоянии в течение лета. В наших опытах, начиная с первой половины июня, через каждые две недели у трех-четырех молодых деревьев вышеуказанных видов, не повреждая пазушных почек, отрывались полностью листья и отмечалась дата распускания этих почек. В естественных условиях они распустились бы весной следующего года. Если же удалить листву, то почки распускаются в год их заложения. Наблюдается это в течение сравнительно непродолжительного времени, от конца эмбрионального роста почек до середины лета, и находится в зависимости от вида и возраста дерева. Если растения возрастно еще молодые или происходят из более южных районов, то им свойственен длительный период роста побегов и, следовательно, тем более длительное время почки сохраняют способность к распусканию после удаления листового аппарата. Распускание почек после удаления листового покрова находится, таким образом, в прямой зависимости от продолжительности роста побегов. Как только заканчивается рост побегов, то прекращается также и распускание почек. Нужно отметить, что распускаются не все заложившиеся почки, а только часть их. В результате удаления листьев образуется новый листовой покров, уступающий однако по мощности развитию весеннему покрову. Количество распустившихся почек уменьшается по мере того, чем позже производится удаление листьев, и, наконец, совершенно прекращается. Первыми распускаются почки на верхушке побега или близлежащие к ней. Биологическая целесообразность способности растения к замене утраченного листового покрова новым очевидна. Имеют место случаи, когда весенний листовой покров дерева уничтожается поздними весенними заморозками или в результате массового поедания гусеницами. При отсутствии такой способности растение было бы поставлено в условия голодания и в конечном итоге погибло бы. Надо отметить, что почки, спровоцированные к распусканию в первой половине лета, не содержат еще зачатков цветков или соцветий.

Следовательно, заложение зимующих почек совершается рано. В год заложения зимующие почки для растения играют роль резервных органов. После непродолжительного эмбрионального роста и дифференцировки они вступают в период покоя и, следовательно, уже в первой половине вегетационного пе-

риода мы находим у древесных растений части, находящиеся в фазе начального покоя, который принято называть фазой предварительного покоя. Наличие листьев (возможно, наряду с другими причинами) заставляет только что образовавшиеся почки вступить в период покоя. Удалением листьев задерживающий распускание почек фактор устраняется.

Как уже отмечалось, распускание почек после удаления листового покрова может продолжаться до середины лета или, точнее, до конца июля — начала августа. С этого времени начинается и массовое отложение крахмала в запас в тканях, что мы склонны рассматривать также в качестве одной из возможных причин прекращения роста побегов и распускания почек. Из других причин следует указать на ростовые вещества, изменения в деятельности ферментов, а также уменьшение длины дня. Наступает следующая фаза периода покоя — фаза глубокого покоя. В фазе глубокого покоя почки замыкаются темнобурыми чешуями и внешне их рост становится мало заметным. Вес сухого вещества почек остается также в течение некоторого времени стабильным. Однако процессы внутренней дифференциации почек происходят особенно активно до тех пор, пока наступят устойчивые зимние морозы. Фаза глубокого покоя и период покоя в целом максимальной интенсивности достигают к началу листопада, т. е. в сентябре.

Начиная с сентября мы были вынуждены изменить методику дальнейшего исследования периода покоя. Для продолжения опытов с подопытных деревьев срезали ветки с трехгодичным приростом и после этикетирования их ставили в банки с водой в теплой комнате или в лаборатории, где продолжали наблюдения за скоростью распускания почек. Воду в банках систематически меняли через два дня, и один раз в неделю обновляли поверхности срезов.

Глубокая фаза покоя в опытах считалось законченной, когда почки на побегах распускались в течение 100—150 дней от начала опыта. Почки приобретали снова способность к распусканию с ноября, а у клена остролистного — с декабря. Таким образом, по данным наших опытов и многих других исследователей (Нестеров, 1956, 1951; Быльда, 1952; Гужев, 1957), фаза глубокого покоя не приходится на самый холодный период года. Основная биологическая роль ее заключается в том, чтобы предохранять почки от распускания в предзимний период, когда для этого имеются еще благоприятные внешние условия. К концу вегетационного периода сдерживающее влияние листьев на распускание почек уменьшается и с началом листопада полностью прекращается. Как только наступает устойчивая зимняя погода, то отпадает необходимость во «внутреннем тормозе» роста и почки начинают постепенно восстанавливать способность к распусканию. В естественных усло-

виях однако прорастания почек не происходит из-за отсутствия необходимых условий. Следует отметить, что искусственно прервать фазу глубокого покоя у древесных пород обычно не удается. Все известные практические приемы прерывания покоя оказываются эффективными, если их использовать на растениях, завершивших фазу глубокого покоя, т. е. применять с ноября или с декабря месяца. Таким образом, прохождение фазы глубокого покоя связано с наступлением устойчивой зимней погоды, что указывает на ведущее значение пониженных температур в прохождении этой фазы. Дополнительные опыты, проведенные автором в 1957/58 гг. (Перк, 1960), показали, что не подвергавшиеся воздействию пониженных температур растения не могут своевременно закончить фазу глубокого покоя и остаются в безлиственном состоянии в течение всего последующего лета. Известно, что с понижением температуры усиливаются процессы превращения запасных веществ. Крахмал переходит в сахар или в масло. Так как фаза глубокого покоя начинается и заканчивается задолго до наступления зимних неблагоприятных условий, то ее нельзя непосредственно связывать с повышенной морозоустойчивостью растений. Следует считать несостоятельными и те выводы, согласно которым морозоустойчивым растениям обязательно должна быть свойственна продолжительная фаза глубокого покоя. В действительности же у типичных северных древесных пород, как правило, фаза глубокого покоя обычно менее продолжительна, чем у растений из более южных районов. Объясняется это тем, что в южных районах переход от лета к зиме более постепенный и, следовательно, необходима более продолжительная фаза глубокого покоя для сдерживания почек от преждевременного прорастания. В северных районах осень короткая и необходимость в продолжительной фазе глубокого покоя у растений здесь отпадает. Связь между степенью морозоустойчивости и периодом покоя растений, несомненно, существует. Осенью при низких температурах происходит закалка растений и превращение запасных веществ в защитные. У северных пород с относительно непродолжительной фазой глубокого покоя превращения запасных веществ в защитные совершаются быстрее и они происходят глубже, чем у южных пород. По-видимому, этим и можно объяснить высокую морозоустойчивость северных древесных пород.

Как уже отмечалось, почки начинают снова распускаться с ноября или с декабря, а у березы бородавчатой даже с октября. Наступает третья фаза периода покоя, которую по предложению Перетолчина (1904) называем фазой последующего или после покоя. Характеризуется она тем, что на этой фазе распускание почек ставится все в большую зависимость от внешних условий. Растения постепенно освобождаются

от внутреннего тормоза роста, причем этот процесс совершается не плавно, и в январе, например, отмечается даже частичный возврат фазы глубокого покоя. В этой фазе первыми трогаются в рост также верхушечные и содержащие зачатки цветков или соцветий почки. Цветки и соцветия к этому времени оказываются значительно оформленными и дифференцированными, что могло произойти во время предшествующей фазы периода покоя. Почки, распускающиеся первыми после глубокой фазы покоя, обычно через некоторое время погибают. По-видимому, не все ткани способны в одинаковой мере после фазы глубокого покоя сразу приступить к активной жизнедеятельности. Прорастающие почки останутся без достаточного притока к ним из других тканей питательных веществ и воды и отмирают. Несмотря на то, что по мере прохождения фазы последующего покоя число дней, необходимое для распускания первых почек, будет неуклонно уменьшаться, количество распустившихся почек может значительно колебаться. На фазу после покоя приходится самые неблагоприятные условия года. Содержание крахмала в тканях растений достигает минимума, а содержание защитных веществ — максимума. Древесные растения достигают максимальной морозостойчивости. В природных условиях в почках с января начинаются очень слабые ростовые процессы (зимний рост), которые постепенно все усиливаются. Особенно заметно это в мягкие зимы у ряда видов (ильм, черемуха и др.) и, в первую очередь, у генеративных почек. Искусственное прерывание покоя в фазе после покоя путем теплых ванн, эфиризации и других приемов уже не представляет затруднения, и в это время указанные приемы с целью ранней выгонки растений находят применение.

Неустойчивое распускание почек длится, в зависимости от вида, до начала февраля, а у некоторых видов до марта месяца. Фазой после покоя заканчивается период органического покоя. Эти три фазы периода покоя необходимы в цикле развития многолетних растений и, не проделав хотя бы одну из них, растения не могут перейти в следующую фазу. Органический покой обуславливается главным образом внутренними причинами, которые остаются пока еще слабо изученными.

С марта месяца у всех древесных пород почки готовы к распусканию, но этому препятствуют еще продолжающиеся неблагоприятные внешние условия. Распускание почек зависит теперь главным образом от внешних условий. Отзывчивость растений на внешние воздействия возрастает, а поэтому весенние морозы и резкие колебания температуры особенно опасны. Период покоя завершается фазой вынужденного покоя и естественным распусканием почек весной. Распусканием почек начинается новый вегетационный период и закладываются новые зи-

мующие почки. Создаются условия и предпосылки для нового цикла развития. Схематически этот процесс изображен на рис. 1.

Таким образом, под периодом покоя следует понимать преобладающую часть годовичного цикла развития почек у древесных растений, обусловленного комплексом внутренних и внешних факторов, значительная часть которого протекает параллельно с периодом вегетации.

Изучение цикла развития почек древесных пород обогащает наши знания о биологии многолетних растений и дает возмож-

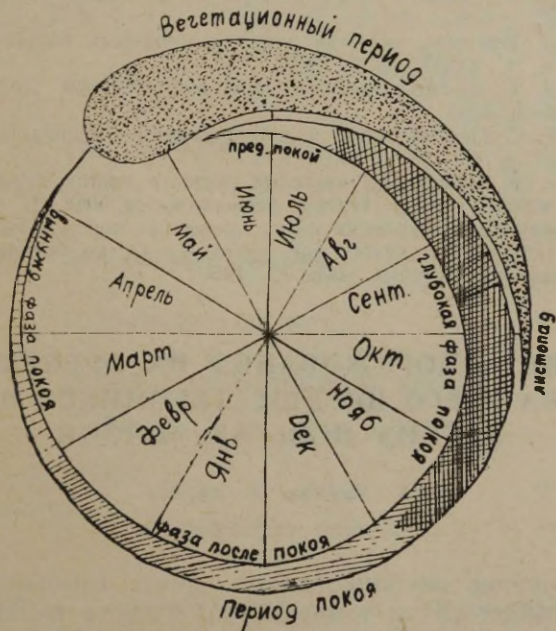


Рис. 1. Схема годовичного цикла развития почек.

ность максимальное удовлетворять их требования в необходимых условиях. Для садоводческой и лесоводческой практики необходимо знать, в какое время года плодовые и другие древесные породы находятся в периоде покоя, так как в это время можно применить соответствующие агроприемы и другие воздействия на растений в целях ускорения процессов вызревания побегов и закалки к неблагоприятным внешним условиям без опасения пробудить их к росту в нежелательное время. Вся агротехника древесных пород должна быть направлена на то, чтобы растения своевременно закончили свой вегетативный рост и приступили бы к накоплению запасных веществ, необходимых для успешной перезимовки. Умение управлять

ритмом роста растений является также первостепенной задачей при осуществлении успешной акклиматизации древесных пород. При акклиматизации необходимо уметь изменять годичный цикл развития в соответствии с ритмом изменения климатических условий в новых условиях обитания. Таким образом, знания о годичном цикле развития древесных пород могут оказать неоценимую услугу садоводам и селекционной работе.

ЛИТЕРАТУРА

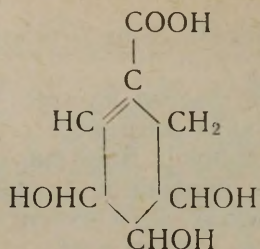
- Быльда А. З. О годичном цикле развития у плодовых растений. Природа, № 2, 1952.
- Гужев Ю. Л. Изучение периода покоя у плодовых растений. Журн. общей биол., т. XVIII, № 4, 1957.
- Нестеров Я. С. Период покоя у плодовых культур. Докл. АН СССР, т. 108, № 4, 1956.
- Нестеров Я. С. Период покоя и зимостойкость плодовых культур. Докл. АН СССР, т. 117, № 3, 1957.
- Перетолчин К. Изменение запасных веществ наших деревьев в период зимнего покоя. Извест. Импер. лесного ин-та, вып. 11, 1904.
- Перк А. О причинах вступления почек древесных пород в состояние покоя. Ученые записки Тартуского гос. ун-та. Труды по ботанике III. Труды по физиологии растений, вып. 82, 1960.

ВЛИЯНИЕ ЗАМОРАЖИВАНИЯ НА ПРЕВРАЩЕНИЯ ЛИГНИНА И ЕГО ПРЕДШЕСТВЕННИКОВ В ОДНО- ЛЕТНИХ ПОБЕГАХ ЯБЛОНИ

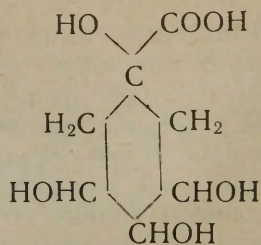
Х. Мийдла, Т. Вардя
Тартуский госуниверситет

В нашей ранее опубликованной работе (Мийдла и Вардя, 1964) указывалось, что температура воздуха оказывает влияние на содержание лигнина у однолетних побегов яблони. Мы констатировали, что у культивированных в течение всего года при различных температурных режимах (в неотапливаемых и отапливаемых теплицах) яблонь отмечается различное содержание лигнина, причем последний показатель оказывается более высоким у яблонь, выдержанных при низких температурах. При этом отмечалось также, что содержание лигнина у неморозоустойчивого сорта яблони было ниже, чем у морозоустойчивого.

Из вышеприведенного видно, что лигнин в растениях нельзя характеризовать только как неизменяющееся вещество, откладывающееся в стенках клеток для придания им опоры и определенной формы, но его следует рассматривать также в качестве высокомолекулярного вещества, образующегося в результате сложных биохимических процессов, содержание которого



шикимовая кислота



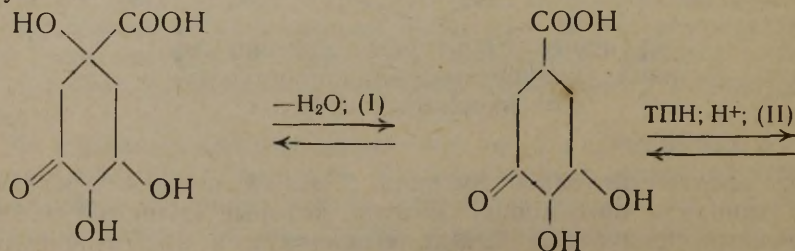
хинная кислота

Хинная кислота была впервые выделена Кизелем в 1886 году из японского аниса (*Illicum religiosum*), а шикимовая — Эйкманом из молодых побегов ели (Манская и Кодина, 1958). Позднее эти кислоты были найдены и во многих других растениях. Например, шикимовая кислота была выделена из молодых растений садового боба мунго (*Phaseolus mungo*) (Ishikawa и др., 1957), из древесины и камбия эвкалиптов (Hills и др., 1958), листьев табака (Nagasawa, 1958) и листьев чайного куста (Запрометов и Силина, 1960). Шикимовая и хинная кислоты были выделены также из ягод крыжовника и черной смородины (Whiting, 1958), побегов ели (Манская и Кодина, 1958) и некоторых видов растений семейства *Anacardaceae* (Plouvier, 1960).

Никитин (1961) указывает, что хинная кислота находится в генетической связи с глюкозой. Хинная кислота превращается далее под влиянием ферментов в шикимовую кислоту.

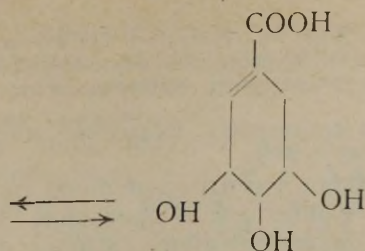
Девис (1955) и многие другие авторы указывают, что хинная кислота является только побочным продуктом при биосинтезе ароматических соединений, а метаболически имеет значение дегидрохинная кислота.

Балинский и Девис (1962) указывают, что дегидрохинная кислота под действием фермента дегидрохиназы (I) превращается в дегидрошикимовую кислоту. Последнюю фермент редуктаза (II) дегидрошикимовой кислоты в присутствии трифосфорпиридиннуклеотида (ТПН) переводит в шикимовую кислоту:



дегидрохинная кислота

дегидрошикимовая кислота



шикимовая кислота

В опытах с инфильтрацией меченой по углероду (C^{14}) хинной кислоты в листья розы обнаруживали радиоактивную шикимовую кислоту (Weinstein и др., 1959a, 1959b).

Шуберт и Норд (1957), проводя опыты с сахарной свеклой, нашли, что шикимовая кислота является предшественником составной ароматической части лигнина.

Хазегава и Хигучи (1960), применяя радиоактивный углерод, наблюдали в древесине эвкалиптов возникновение шикимовой кислоты из глюкозы и дальнейшее ее превращение в лигнин. Мак Калла и Нейш (1959) подобным же методом показали, что шикимовая кислота является предшественником двух ароматических предшественников лигнина — тирозина и фенилаланина.

Плувиэ (1961), Вейнштейн и др. (1962) в своих работах указывают, что хинная кислота, являясь предшественником шикимовой кислоты, почти полностью исчезает из опадающих листьев *Ginkgo biloba*. В то же время в них увеличивается содержание шикимовой кислоты, причем значительная ее часть теряется при опадении листьев.

Учитывая вышеприведенное, на кафедре физиологии и биохимии растений Тартуского государственного университета проводились специальные опыты по замораживанию однолетних побегов яблони с целью выяснения влияния низкой температуры на содержание и метаболизм лигнина, а также его алифатических и ароматических предшественников.

Материалом для наших опытов служили однолетние побеги 15-летней яблони сорта 'Антоновка'. Срезанные олистственные побеги выдерживались в холодильном шкафу при температуре $-15^{\circ}C$ в течение 7 суток (при меньшей продолжительности изменения в содержании изучаемых веществ не улавливаются).

После промораживания побеги фиксировались в автоклаве. Затем отделяли кору, почки и древесину, которые после высушивания в термостате при температуре $105^{\circ}C$ размельчались. Для определения лигнина бралась навеска 1 г (достаточно даже 0,5 г), а для определения шикимовой и хинной кислоты — 4 г абсолютно сухого вещества.

Сернокислотный лигнин определялся путем центрифугирования по весу.

Хинная и шикимовая кислоты определялись по методике Крейцберга (1961), причем осаждения пигментов водой не проводилось, так как содер-

жание их в древесине и коре незначительно. Пигменты отделяются в основном уже при экстрагировании раствором бензола-хлороформа, и при последующем обесцвечивании этанолового экстракта активированным углем они полностью удаляются.

Для определения ароматических соединений использовалась методика Бардинской (1951) и Хенке (1962).

Из таблицы 1 видно, что относительное содержание лигнина в коре значительно выше, чем в древесине. Под влиянием замораживания побегов содержание лигнина повышается как в коре, так и в древесине. Таким образом, результаты опыта с замораживанием побегов подтверждают полученные в суровую зиму 1962 года в природных условиях данные (Мийдла и Вардя, 1964) относительно повышения содержания лигнина под влиянием пониженных температур. На повышение содержания лигнина под влиянием низких температур указывают также Уайс (1944) и Ряднова (1957).

Таблица 1

Содержание лигнина в однолетних побегах яблони (в % на абсолютно сухой вес)

Месяц	Контроль		Подвергнутые замораживанию побеги	
	древесина	кора	древесина	кора
август	18,41	—	21,50	—
сентябрь	19,62	30,0	20,82	31,24
октябрь	21,82	30,36	24,81	31,12
ноябрь	22,64	31,80	23,30	32,10

При замораживании содержание хинной и шикимовой кислоты в коре и древесине уменьшается или эти кислоты совсем исчезают (табл. 2).

В листьях яблони содержание шикимовой кислоты при замораживании повышается, однако содержание хинной кислоты остается без изменения. Такое поведение последней кислоты, очевидно, обусловлено ее незначительным содержанием, вследствие чего изменения ее содержания трудно поддаются учету.

Таблица 2

Содержание хинной и шикимовой кислот в однолетних побегах яблони (мг/100 г абс. сух. вещества)

Месяц	Контроль						Подвергнутые замораживанию побеги					
	древесина		кора		листья		древесина		кора		листья	
	хин.	шик.	хин.	шик.	хин.	шик.	хин.	шик.	хин.	шик.	хин.	шик.
сентябрь	4,58	6,84	8,54	8,30	—	2,61	—	следы	—	7,43	—	5,2
октябрь	—	—	6,70	4,80	—	—	—	2,83	—	следы	—	—
ноябрь	—	—	4,75	4,75	—	—	—	—	4,23	4,23	—	—

На основании вышеизложенного можно утверждать, что замораживание оказывает сильное влияние на содержание алифатических предшественников лигнина, способствуя образованию ароматических соединений.

Из свободных ароматических предшественников лигнина удалось идентифицировать в коре и древесине флоридзин и продукты распада его — флоретин и флоретиновую кислоту, а также кверцитрин. Данные количественного изменения их содержания при замораживании побегов в октябре представлены в таблице 3.

Таблица 3

Изменения ароматических соединений в коре побегов, подвергнутых замораживанию в октябре (в мг на г сырого вещества)

Варианты	Флоридзин		Кверцитрин	
	древесина	кора	древесина	кора
Контроль (незамороженные побеги)	6,88	30,97	—	1,63
Подвергнутые замораживанию побеги	1,73	17,32	—	1,08

Как видно из табл. 3, содержание флоридзина в древесине и коре при замораживании значительно уменьшается.

Флоретин и флоретиновая кислота образовались при замораживании в коре, однако их содержание было слишком незначительно для количественного определения.

Из фенольных соединений в связанном виде в побегах идентифицировали кофейную и протокатеховую кислоты. В их содержании улавливаемых изменений при замораживании не наблюдалось.

Таким образом, можно предположить, что часть фенольных соединений, особенно находящихся в свободном состоянии, используется при понижении температуры для биосинтеза лигнина.

ВЫВОДЫ

1. Низкие температуры оказывают влияние на лигнификацию клеточных стенок побегов яблони в положительном направлении.

2. Под влиянием низких температур значительно снижается содержание свободных фенольных соединений (флоридзина), причем отмечается накопление продуктов их распада (флоретин и флоретиновая кислота).

3. Низкие температуры снижают содержание хинной и шикимовой кислоты в побегах.

ЛИТЕРАТУРА

- Бардинская М. С. К вопросу образования лигнина в растениях. Докл. АН СССР, т. 76, № 3, 435—437, 1951.
- Запрометов М. Н. и Силина Е. Н. Шикимовая кислота в листьях чайного куста. Докл. АН СССР, 132, 304—707, 1960.
- Крейцберг З. Н. Изучение образования и распределения хинной и шикимовой кислот как предполагаемых предшественников ароматических соединений в растениях. Отчет Лабор. химии лигнина Института лесохим. проблем и химии древесины АН Латв. ССР. Рукопись, 1961.
- Манская С. М. и Кодина Л. А. Хинная и шикимовая кислоты в растениях. Докл. АН СССР, 123, 733—736, 1958.
- Мийдла Х. и Вардя Т. О динамике превращения лигнина в побегах яблони. Ученые записки ТГУ, вып. 151. Труды по физиологии и биохимии растений I. Тарту, 1964.
- Никитин Н. И. Химия древесины и целлюлозы. Изд. АН СССР, М., 1961.
- Ряднова И. М. Одревеснение побегов плодовых деревьев и их морозоустойчивость. Физиол. раст., т. 4, вып. 2, 1957.
- Balinsky D. and Davies D. D. Aromatic Biosynthesis in Higher Plants IV. The distribution of Dehydroshikimic Reductase and Dehydroquinase. J. of experimental Botany, 13, Nr. 39, 414—421, 1962.
- Davis B. D. Biosynthesis of the aromatic amino acids. Symposium on amino acid metabolism. Johns Hopkins Press. Baltimore, 799—811, 1955.
- Hasegawa M. and Higuchi T. Formation of lignin from glucose in eucalyptus tree. Nippon Ringakau Kaishi, 42, 305—308, 1960.
- Hills W. E. and Ann Carle. The polyphenole and shikimic acid of eucalypt cambium and wood. Holzforschung, 12, 136—141, 1958.
- Ishikawa H., Takaichi K., Kitagawa S. and Oki T. Lignin and lignification. III. The formation of lignin in the young plant. Nippon Nogu-Kagaku Kaishi, 31, 375—379, 1957.
- Mc Calla D. R. and A. C. Neish. Metabolism of phenylpropanoid compounds in *Salvia*. Biosynthesis of Phenylalanine and Tyrosine. Can. J. Biochem. and Physiol. 37, 531—536, 1959.
- Nagasawa M. Microcolorimetric method for the determination of quinic acid and its content in flue-cured tobacco. Bull. Ag Chem. Soc. Japan, 22, 205—207, 1958.
- Plouvier V. Investigation of quinic and shikmic acids of some *Anacardiaceae*. Compd. rend., 250, 1721—1723, 1960.
- Plouvier V. Sur les acides quique et shikique dans quelques groupes végétaux. Bull. Soc. franc. physiol. veget., 7, nr. 1, 44—46, 1961.
- Scubert W. J., and Nord F. F. Mechanism of lignification. Ind. Eng. Chem. 49, 1387, 1957.
- Weinstein L. H., Clark, Porter H. and Laurencot H. J. Evidence for the conversion of quinic acid to shikimic acid in roses. Nature, 183, 326, 1959a.
- Weinstein L. H., Porter C. A. and Laurencot H. J. Quinic acid as a precursor in aromatic biosynthesis in the rose. Contribs. Boyce Thompson Inst. 20, 121—134, 1959b.
- Weinstein L. H., Porter C. A., Laurencot H. J. Biosynthesis of uniformly labeled shikmic and quinic acids in leaves of *Ginkgo biloba* L. Contribs. Boyce Thompson Inst., 21, nr. 7, 439—445, 1962.
- Whiting G. C. Nonvolatile organic acids of some berry fruits. J. Sci. Food. Agr., 9, 244—248, 1958.
- Wise L. E. Wood chemistry, N. Y., 652—656, 1944.

СЕЗОННЫЕ ИЗМЕНЕНИЯ СОБСТВЕННОЙ ФЛУОРЕСЦЕНЦИИ РАСТИТЕЛЬНЫХ ТКАНЕЙ

А. В. Брайон

Киевский госуниверситет им. Т. Г. Шевченко

Способность хлорофилла к флуоресценции была открыта более ста лет назад. Однако роль этого процесса в фотосинтетических реакциях и энергетическом балансе растительного организма до конца не выяснена и до настоящего времени.

В то же время необходимо отметить, что проявление флуоресценции хлорофилла *in vitro* и даже *in vivo* листьев и водорослей изучено довольно обстоятельно. В отношении же изучения хлорофилла и других пигментов, находящихся в феллодерме, коровой паренхиме, молодой древесине, почках, семенах и т. д., сделано еще очень мало, несмотря на явную значимость подобных исследований.

О наличии хлорофиллоносных тканей в стеблях растений известно давно, но этот чрезвычайно интересный факт лишь в последнее время начинают изучать. Так, Курсанов с сотр. (1952) указывает, что биологическое значение хлорофилла в стеблях состоит в ассимиляции CO_2 , поступающего через корни. Выделяемый при этом кислород расходуется живыми элементами стебля в процессе их дыхания.

Исследованию флуоресценции нативного хлорофилла или целого растения посвящены работы Дарчия (1956), Красновского (1959), Бабенко и Власенко (1959), Кикнадзе (1960), Красавцева (1962) и др.

Флуоресценция хлорофилла — исключительно важный показатель состояния растения, так как она находится в тесной связи с важнейшей функцией растения — фотосинтезом. К тому же, флуоресценция хлорофилла, пожалуй, единственный показатель, который поддается учету одновременно с фотосинтезом.

Работы по изучению фитохромных пигментов побегов растений (Любименко, 1916; Проценко и Полищук, 1948; Александров и Савченко, 1950; Казарян и Авуджян, 1955; Кецховели, 1958) показывают, что существует тесная взаимосвязь пигментов фотосинтетических органов, и, если можно так сказать, органов нефотосинтетических. Но вполне возможно, что «глубинный» хлорофилл может иметь свои особенности вследствие различий в световых условиях по сравнению с листовым хлорофиллом. Свойства его могут отличаться благодаря различиям в сопутствующих пигментах и веществах, в температурном режиме и т. д.

Целью нашей работы и было выяснение некоторых особенностей этого хлорофилла глубинных тканей и сезонных изменений его способности к флуоресценции. Исследования проводи-

лись путем микроскопических наблюдений с последующим микрофотографированием собственной флуоресценции свежих, иногда слабо увлажненных 0,1 М раствором глюкозы срезов в падающем сине-фиолетовом свете. Использовался люминесцентный осветитель ОИ-18, возбуждающий светофильтр ФС-1, окулярный светофильтр — ЖС-17.

Как литературные данные, так и наши наблюдения позволяют считать наблюдения флуоресценции при освещении препарата сверху (в падающем свете) более точными и удобными, чем в проходящем свете. В этом случае мы лишаемся самопоглощения света флуоресценции самим срезом; падающий свет дает возможность делать толстые срезы, тем самым они не так быстро подсыхают; при возбуждении сверху флуоресценция более интенсивная и контрастная.

Проводившиеся круглогодично наблюдения дали возможность все исследованные растения разбить по способности к флуоресценции на три группы.

I группа. Хлорофиллоносные ткани побегов растений этой группы не обладают красной, типичной для хлорофилла флуоресценцией. Вместо нее на протяжении всего года ткани имеют интенсивно желто-зеленую, синюю или зелено-голубую флуоресценцию. Распределительной хроматографией на бумаге установлено, что эта флуоресценция обуславливается наличием большого количества веществ типа флавоноидов и некоторых алкалоидов: эскулин, эскулетин, антрахиноны, производные флоридзина (у яблонь) и берберин. Обладая собственной яркой флуоресценцией, эти вещества вызывают тушение флуоресценции хлорофилла, так как по своим оптическим свойствам они выступают своеобразными конкурентами зеленых пигментов за сине-фиолетовый участок спектра и перехватывают свет, который предназначался для возбуждения хлорофилла. (В естественных условиях эти вещества обедняют приходящий к пластидам свет сине-фиолетовыми лучами). Растений, у которых отсутствует флуоресценция хлорофиллоносных тканей, немного: из 170 исследованных видов дендрофлоры выявлено всего 16 видов, относящихся к родам барбариса (*Berberis*), конского каштана (*Aesculus*), ясеня (*Fraxinus*), диервиллы (*Dierwillia*), жестра (*Rhamnus*), бархата амурского (*Phellodendron*), яблони (*Malus*) и некоторых других.

Правда, у некоторых из этих растений — бархата амурского (*Phellodendron amurense* Rupr.), яблони флорентийской (*Malus florentina* C. K. Scheid.), в июне—августе некоторая часть клеток феллодермы имеет флуоресценцию хлорофилла. Молодые растущие побеги этой группы растений имеют флуоресценцию хлорофилла, а также небольшое количество флуоресцирующих веществ. С началом одревеснения флуоресцен-

ция хлорофилла прекращается, параллельно с увеличением флуоресцирующих веществ.

Интересно, что в паренхиме листьев этих растений почти нет флуоресцирующих веществ, находящихся в побегах, однако их можно обнаружить по яркой флуоресценции в крупных жилах и черешках.

Особенный интерес представляют растения двух следующих групп, так как именно у них четко проявляется сезонная изменчивость интенсивности флуоресценции хлорофилла.

II группа. К этой группе относятся (в случае наличия нескольких видов указан только род): бирючина (*Ligustrum*), вишня (*Cerasus*), верба плакучая (*Salix alba* f. *vitelina*), гледичия (*Gleditschia*), клены (*Acer*), липы (*Tilia*), платаны (*Platanus*), сирени (*Syringa*), тополь туркестанский (*Populus Bolleana* Lauche), форзиция (*Forsythia*), шелковица (*Morus*), катальпа (*Catalpa*), принсепия (*Prinsepia*), церцис канадский (*Cercis canadensis* L.) и др. (всего 58 видов).

Сезонность флуоресценции хлорофилла у представителей этой группы растений проявляется в следующем: в летнее время года их хлорофиллоносные ткани имеют интенсивно красную флуоресценцию, в холодное время года (декабрь—февраль) красная флуоресценция отсутствует полностью. Увеличения количества сопутствующих веществ — тушителей не наблюдается, поэтому говорить о тушении флуоресценции хлорофилла повышенным количеством этих веществ нет оснований. Это подтверждается и тем фактом, что оттепели или отращивание срезанных побегов этих растений приводит к появлению флуоресценции хлорофилла. Целесообразнее говорить здесь о переходе хлорофилла побегов этой группы растений под воздействием минусовых температур в какое-то особое состояние, сопровождающееся прекращением флуоресценции, и только имитирование весенних условий или начало настоящей вегетации ведет к выходу хлорофилла из этого состояния и появлению у него флуоресценции.

III группа. К этой группе растений относятся: айлант высочайший (*Ailantus altissima* Schwingl.), акантопанакс (*Akantopanax sessiliflorum* Seem.), акация желтая (*Caragana arborescens* Zem.), бересклеты (*Evonymus*), боярышники (*Cralvegus*), бук восточный (*Fagus orientalis* Lipsky.), виноградовники (*Amphelopsis*), виноград (*Vitis*), груши (*Pyrus*), дубы (*Quercus*), жимолости (*Lonicera*), инжир (*Ficus carica* L.), каштан съедобный (*Castanea sativa* Mill.), кизил (*Cornus*), лох (*Elaeagnus*), лимонник китайский (*Schizandra chinensis* Baill.), мушмула (*Mespilus germanica* L.), магнолия Ленне (*Magrolia Lennei* Jopf.), орехи (*Juglans*), ольха (*Alnus incana* Moench), омела (*Viscum*), пираканта (*Piracantha* sp.), плющ (*Hedera*), спирея (*Spirea*), смородина (*Ribes*), сумахи (*Rhus*), шиповники и розы

(*Rosa*), экзохорда (*Exochorda Alberti* Rgl), яблони культурные, а также большинство диких, и др. (всего 96 видов).

У этих растений на протяжении всего года наблюдается красная флуоресценция хлорофиллоносных тканей побегов. Но с наступлением устойчивых похолоданий (декабрь) интенсивность флуоресценции хлорофилла вновь значительно уменьшается. Когда же минусовые температуры сохранялись длительное время, без резких суточных колебаний, что наблюдалось, в частности, зимой 1962/63 года, у многих растений этой группы исчезла флуоресценция хлорофилла. И чем дальше к весне продолжался морозный период, тем у большего количества видов хлорофилл переставал флуоресцировать. Таким образом, интенсивность флуоресценции хлорофилла тканей побегов этой группы растений также подвержена сезонным изменениям. Следует отметить, что у ряда растений этой группы в зимнее время ткани теневой части побегов имеют более яркую флуоресценцию хлорофилла, чем ткани сильнее освещаемой верхней части. Как уже отмечалось, у листьев теневая сторона также сильнее флуоресцирует.

Исследуя анализируемые группы растений, можно сделать вывод, что именно у тех растений хлорофилл не переходит, или с трудом переходит в нефлуоресцирующее состояние, которые имеют меньший период органического покоя, а также у вечнозеленых травянистых и древесных растений (см. III группу растений).

Кроме того, типично неморозостойкие в условиях Киева растения также идут на зиму, обладая флуоресценцией хлорофилла, хотя и меньшей интенсивности, чем летом.

Одновременно у представителей II группы под воздействием минусовых температур прекращается флуоресценция хлорофилла, и неблагоприятные условия зимовки хлорофилл переносит в нефлуоресцирующем состоянии. Как видно, в эту группу растений входит большинство местных пород, а также акклиматизированные растения.

Исходя из результатов наших наблюдений, можно предположить, что переход хлорофилла тканей в нефлуоресцирующее или слабо флуоресцирующее состояние от воздействия минусовых температур является приспособительным признаком.

Вследствие каких же причин хлорофиллоносные ткани зимующих побегов с наступлением холодов прекращают или сильно уменьшают флуоресценцию?

Возможно, определенную роль в этих процессах играют защитные вещества типа липоидов, но вполне вероятно, что в данном случае изменения интенсивности флуоресценции могут быть связаны с энергетическим балансом хлорофиллоносных и окружающих их тканей.

Можно предположить, что в зимнее время происходит тон-

кая перестройка пластидного аппарата хлорофиллоносных тканей, направленная на обеспечение растения успешной перезимовкой, что и проявляется в наблюдаемом ослаблении и даже прекращении флуоресценции хлорофилла зеленых тканей побегов растений.

ЛИТЕРАТУРА

- Александров В. Г., Савченко М. И. О хлоропластах коры деревьев зимой. Морфология и анатомия растений (Труды Ботанического ин-та им. В. Л. Комарова), сер. VII, 1950.
- Бабенко В. И., Власенко И. А. Явление флуоресценции некоторых вечнозеленых растений. Научные записки ОГПИ, кафедр физики, математики и естествознания, т. 24, в. I, 1959.
- Дарчия Ш. П. Флуоресценция растений при облучении светом разной длины волны. М., 1956.
- Казарян В. О., Авунджян Э. С. О перемещении хлорофилла в растениях. Докл. АН СССР, т. 101, № 1, 1955.
- Кецховели Э. Н. Пластидные фитохромы коры и древесины. Автореферат канд. диссертации, 1958.
- Кикнадзе Г. С. Флуоресцентно-микроскопическое исследование хлорофилла в листьях *Campanula persicifolia* L. при различных повреждающих воздействиях. Цитология, т. 2, № 2, 1960.
- Красавцев О. А. Флуоресценция клеток древесных растений в замёрзшем состоянии. Физиология растений, т. 9, в. 3, 1962.
- Красновский А. А. Люминесценция хлорофилла и фотосинтез. Биофизика, т. IV, в. I, 1959.
- Курсанов А. Л., Крюкова Н. Н., Вартапетян Б. Б. Движение по растению углекислоты, поступающей через корни. Докл. АН СССР, т. 85, № 4, 1952.
- Любименко В. Н. О превращениях пигментов пластид в живой ткани листа. Записки Императорской АН, т. 33, № 12, 1916.
- Проценко Д. Ф., Полищук Л. К. О физиологических и биохимических особенностях морозостойкости плодовых культур. Изд. КГУ, 1948.

ВЫЦВЕТЕНИЕ РАСТВОРОВ ПИГМЕНТОВ РАЗЛИЧНЫХ ПО МОРОЗОСТОЙКОСТИ СОРТОВ ГРУШИ

Е. И. Шнюкова

Киевский госуниверситет им. Т. Г. Шевченко

Задача овладения природой растений требует всестороннего изучения влияния окружающей среды на их жизнедеятельность. Поэтому интересно было установить действие внешних факторов на стойкость растворов растительных пигментов. Среди этих факторов, в первую очередь, мы остановились на выяснении влияния света на исследуемые пигменты.

Известно, что первые наблюдения, проведенные над спиртовыми растворами хлорофилла, показали, что они несветостойчивы. При действии света на хлорофилл происходит выцветание пигмента — процесс, связанный с целым рядом сложных превращений.

Исследованиями ряда ученых (Сидорин, 1942; Ивановский, 1950; Красновский и др., 1951) установлено, что выцветание вызывается фотоокислением, хотя, как указывает Е. Рабинович (1951), возможна и фоторедукция в легко окисляемых растворителях или в присутствии окисляемых примесей.

Названные работы затрагивали вопросы влияния света на зеленый пигмент — хлорофилл. Но в пластидах растений постоянными спутниками хлорофилла являются желтые пигменты. Однако роль этих важнейших компонентов пигментной системы во многом неясна, и поэтому их функция в пластиде трактуется по-разному. Известно, что свет, поглощаемый каротиноидами, может использоваться для фотосинтеза. Притом наиболее вероятно, что энергия квантов света, поглощаемых каротиноидами, передается хлорофиллу «а», непосредственно участвующему в процессе фотосинтеза. Кроме того, каротиноиды могут принимать участие в реакциях переноса кислорода в процессе фотосинтеза (Сапожников и др., 1957).

В настоящей работе поставлена задача исследовать стойкость ацетоновых растворов хлорофиллов «а» и «в», каротина и ксантофилла различных по морозостойкости сортов груши к освещению.

Прежде всего необходимо было выяснить зависимость выцветания пигментов от экспозиции растворов на свету и исходной концентрации пигмента. С этой целью получили ацетоновые растворы хлорофиллов «а» и «в», каротина и ксантофилла, разделенных методом хроматографии на бумаге (Судына, 1959). Высвечивание производилось между двумя вертикальными стенками люминесцентных ламп ДС-30, спектр которых весьма близок к спектру естественного солнечного света. Освещенность измерялась объективным люксметром, затем единицы освещенности переводились в единицы интенсивности физиологической радиации по таблице А. Ф. Клешина (1954). Освещенность каждой стенки люминесцентных ламп на расстоянии 15 см составляла 10 000 люксов, что соответствует 40 300 эрг/см²сек.

Пробирки одного диаметра заполнялись растворами пигментов всегда одного объема (10 мл), плотно закрывались пробками и подвергались освещению. Контрольные растворы сохранялись в темноте при тех же условиях.

Количество пигментов определялось на фотоэлектроколориметре ФЭК-М и на спектрофотометре СФ-4. Спектры поглощения растворов снимались на спектрофотометрах СФ-2 и СФ-4.

Результаты, полученные при выцветании зеленых пигментов различных исходных концентраций, приведены в таблице 1, из которой видно, что количественные изменения содержания хлорофилла после освещения варьируют в зависимости от исходной концентрации раствора. Здесь проявляется прямая зависимость между содержанием как хлорофилла «а», так и хлоро-

Таблица 1

Выцветание растворов хлорофилла «а» и «в» различных исходных концентраций

Экспозиция на свету (мин.)	Объем раствора (мл)	Содержание хлорофилла «а» в растворе (мг)		Количество разрушенного хлорофилла «а» (мг)	Содержание хлорофилла «в» в растворе (мг)		Количество разрушенного хлорофилла «в» (мг)
		до освещения	после освещения		до освещения	после освещения	
60	10	0,157	0,073	0,084	0,116	0,046	0,070
"	"	0,140	0,064	0,076	0,094	0,036	0,058
"	"	0,112	0,050	0,062	0,072	0,026	0,046
"	"	0,101	0,039	0,062	0,057	0,021	0,036
"	"	0,073	0,022	0,051	0,046	0,015	0,031
"	"	0,060	0,013	0,047	0,033	0,012	0,021
"	"	—	—	—	0,028	0,010	0,018

филла «в» до освещения и количеством разрушенного хлорофилла на свету: чем большей была исходная концентрация пигментов, тем больше их разрушилось за одинаковый промежуток времени. Наблюдаемая нами пропорциональная зависи-

Таблица 2

Выцветание ацетоновых растворов хлорофилла «а» и «в» при различных экспозициях на свету

Экспозиция на свету (мин.)	Объем раствора (мл)	Содержание хлорофилла «а» в растворе (мг)		Количество разрушенного хлорофилла «а» (мг)	Содержание хлорофилла «в» в растворе (мг)		Количество разрушенного хлорофилла «в» (мг)
		до освещения	после освещения		до освещения	после освещения	
Контроль (в темноте)	10	0,211	0,221	—	0,185	0,185	—
10	"	"	0,194	0,027	"	0,155	0,030
20	"	"	0,169	0,052	"	0,109	0,076
30	"	"	0,142	0,079	"	0,068	0,117
40	"	"	0,116	0,105	"	0,061	0,124
50	"	"	0,100	0,121	"	0,050	0,135
60	"	"	0,073	0,148	"	0,042	0,143
70	"	"	0,053	0,168	"	0,033	0,152
80	"	"	0,045	0,176	"	0,026	0,159
90	"	"	0,035	0,186	"	0,021	0,164
100	"	"	0,033	0,188	"	0,018	0,167
110	"	"	0,030	0,191	"	0,017	0,168

мость между поглощением света и концентрацией светопоглощающего вещества может быть объяснена с точки зрения существующего в фотохимии закона Бугера-Ламберта-Бэра, согласно которому поглощение света пропорционально числу поглощающих свет атомов или молекул.

ПЛОТНОСТЬ

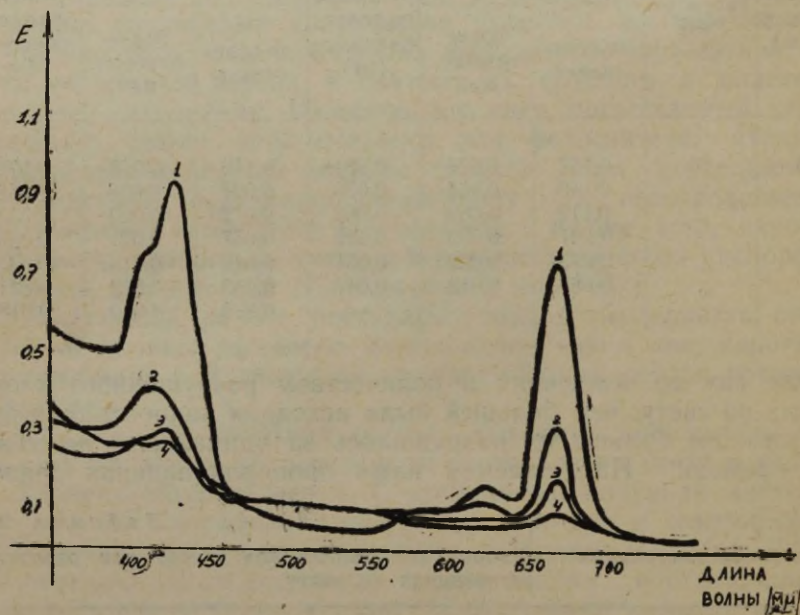


Рис. 1. Спектры поглощения освещенных растворов хлорофилла «а» в ацетоне.

- 1 — контроль (без освещения);
- 2 — экспозиция на свету 1 час;
- 3 — „ „ 2 часа;
- 4 — „ „ 3 часа.

Аналогичная картина наблюдалась при выцветании растворов каротина и ксантофилла различных исходных концентраций.

Изучение влияния экспозиции освещения на процесс выцветания пигментов проводилось с растворами одинаковых концентраций. Результаты опытов с растворами хлорофилла «а» и «в» приведены в табл. 2.

Как видно, с увеличением экспозиции количество пигментов продолжает уменьшаться. Притом, на начальных этапах этот процесс идет значительно интенсивнее, чем на конечных. Это, очевидно, можно объяснить тем, что вследствие квантовой природы света значительная часть поглощающих центров (моле-

кул) при достаточно большой энергии света оказывается в возбужденном состоянии, и поглощение света постепенно уменьшается.

Помимо фотометрирования в монохроматическом свете, процесс выцветания изучался повторными определениями по всей

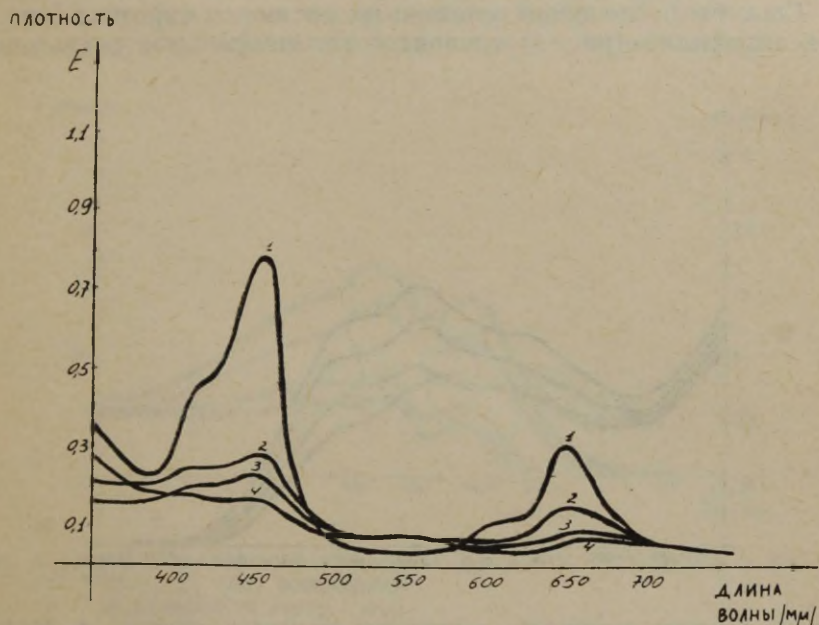


Рис. 2. Спектры поглощения освещенных растворов хлорофилла «в» в ацетоне.

- 1 — контроль (без освещения);
- 2 — экспозиция на свету 1 час;
- 3 — " " 2 часа;
- 4 — " " 3 часа.

кривой поглощения. Спектры поглощения освещенных ацетоновых растворов хлорофилла «а», снятые через определенные промежутки времени (рис. 1), говорят о количественном уменьшении хлорофилла в растворах с увеличением экспозиции. Красная полоса через несколько часов освещения почти полностью исчезает. Более устойчивой оказалась фиолетовая часть, что, по мнению Е. Рабиновича (1951), говорит о сохранении на первых этапах фоторазложения хлорофилла его порфириновой структуры. Кроме того, в освещенных экстрактах наблюдалось увеличение поглощения зеленых лучей (область 490—560 мμ). Об этом же говорят результаты работ Фергюсона и Вебба (1941, цит. по Рабиновичу, 1951).

При выцветании хлорофилла «в» (рис. 2) наблюдалась та же картина. Однако в наших опытах освещенные растворы хлорофилла «в» приобретали розовую окраску. Появление промежуточных продуктов розового цвета с оранжевой флуоресценцией отмечали в своих опытах также Аронов и Маккинней (1943) и И. А. Кухтевич (1959).

Спектры поглощения освещенных растворов каротина (рис. 3) и ксантофилла (рис. 4) говорят о количественном уменьшении

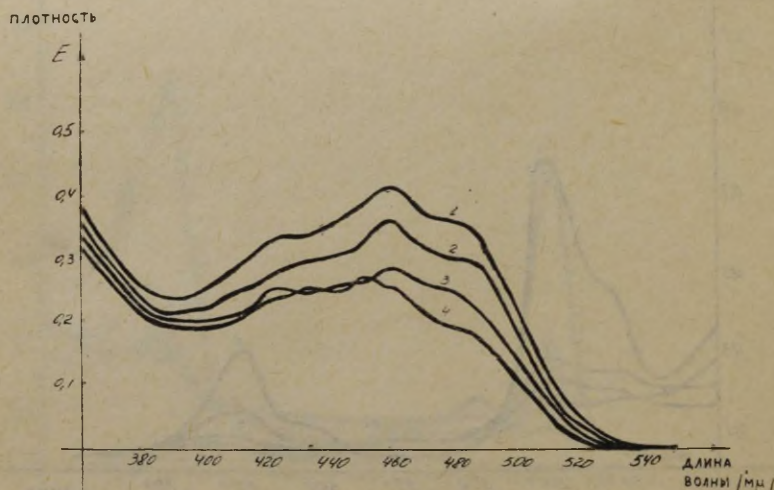


Рис. 3. Спектры поглощения освещенных растворов каротина в ацетоне,
1 — контроль (без освещения);
2 — экспозиция на свету 1 час;
3 — " " 1,5 часа;
4 — " " 2 часа.

этих пигментов при увеличении экспозиции на свету. Кроме того, наблюдались незначительные сдвиги максимумов поглощения в коротковолновую сторону. Наши данные о выцветании желтых пигментов подтверждают исследования Пепковица (1943), наблюдавшего разрушение ацетоновых растворов каротина при действии света.

Природа фотохимического взаимодействия между хлорофиллом и каротином изучена еще недостаточно.

В. Н. Любименко (1916) в результате ряда опытов пришел к выводу, что в растворах хлорофилла, молекулярных и коллоидно-водных, желтые пигменты выцветают на свету быстрее, чем хлорофилл. Зауэр и Кальвин (1962) также считают, что выцветанию хлорофиллов предшествует выцветание каротиноидов.

При выцветании ацетоновых растворов каротина и ксантофилла одинаковых исходных концентраций более стойким в наших опытах оказался каротин.

Исследуя влияние примесей каротина и ксантофилла на скорость процесса выцветания растворов зеленых пигментов, нам удалось показать, что желтые пигменты тормозят разрушение хлорофилла на свету, причем более действенным оказался каротин. Эффект действия каротина и ксантофилла воз-

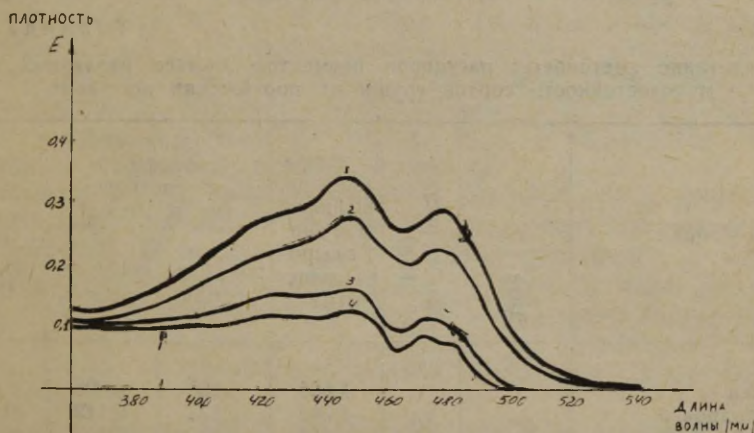


Рис. 4. Спектры поглощения освещенных растворов ксантофилла в ацетоне.

- 1 — контроль (без освещения);
- 2 — экспозиция на свету 1 час;
- 3 — " " 1,5 часа;
- 4 — " " 2 часа.

растал с увеличением их количества: так, при объемном отношении хлорофиллов «а» и «в» к каротину и ксантофиллу, равном 10 : 1, тормозящее влияние желтых пигментов не проявлялось, при отношении 10 : 4 оно увеличивалось и было значительным при отношении 10 : 6. Исходные концентрации были следующие: хлорофилла «а» — $0,327 \cdot 10^{-1}$ мг/мл; хлорофилла «в» — $0,187 \cdot 10^{-1}$ мг/мл; каротина — $0,356 \cdot 10^{-2}$ мг/мл; ксантофилла — $0,354 \cdot 10^{-2}$ мг/мл. Существенное замедление реакции окисления хлорофилла в присутствии каротина, реагирующего, по-видимому, с фотовосстановленными формами пигмента, отмечали Аронов и Маккинней (1943), А. А. Красновский и др. (1960), изучавшие влияние каротина на фотоокисление хлорофилла в ацетоновых растворах в присутствии кислорода.

На протяжении вегетации нами было исследовано влияние освещения на стойкость растворов пигментов, извлеченных из листьев различных по морозостойкости сортов груши. Из иссле-

дуремых сортов морозостойкими в условиях Киева являются 'Ильинка' и 'Александровка'; неморозостойкими — 'Кюре' и 'Бере Арданпон'. Условия опытов всегда были одинаковые: из навески в 1 г пигменты экстрагировались 100 мл ацетона; по 10 мл раствора пигментов бралось на выцветание. Как показывают полученные результаты (табл. 3), стойкость ацетоновых растворов пигментов меняется за время вегетации: уменьшается к середине вегетации и затем снова повышается. Притом, количество разрушенного хлорофилла зависит от его содержания

Таблица 3

Выцветание ацетоновых растворов пигментов листьев различных по морозостойкости сортов груши на протяжении вегетации

Сорт	Дата	Объем раствора (мл)	Содержание хлорофилла (мг на 1 г сырого вещества)	Содержание хлорофилла в растворе (мг в 10 мл)		Количество разрушенного хлорофилла (мг)
				до освещения	после освещения	
Ильинка	6/V	10	1,600	0,160	0,098	0,062
Александровка			1,740	0,174	0,112	0,062
Бере Арданпон			1,570	0,157	0,103	0,054
Кюре			1,490	0,149	0,092	0,057
Ильинка	13/V	"	2,770	0,277	0,181	0,096
Александровка			3,940	0,394	0,274	0,120
Бере Арданпон			3,080	0,308	0,209	0,099
Кюре			1,910	0,191	0,127	0,064
Ильинка	18/VI	"	3,290	0,329	0,230	0,099
Александровка			6,130	0,613	0,360	0,253
Бере Арданпон			3,350	0,335	0,233	0,102
Кюре			3,730	0,373	0,263	0,110
Ильинка	24/VI	"	4,030	0,403	0,300	0,103
Александровка			7,990	0,799	0,566	0,243
Бере Арданпон			2,220	0,222	0,149	0,073
Кюре			2,240	0,224	0,152	0,072
Ильинка	17/VII	"	5,540	0,554	0,320	0,234
Александровка			5,180	0,518	0,320	0,198
Бере Арданпон			3,900	0,390	0,237	0,153
Кюре			4,800	0,480	0,316	0,164
Ильинка	24/VII	"	6,860	0,686	0,418	0,268
Александровка			5,930	0,593	0,346	0,247
Бере Арданпон			4,900	0,490	0,317	0,173
Кюре			4,940	0,494	0,314	0,180
Ильинка	26/VIII	"	4,250	0,425	0,310	0,115
Александровка			4,320	0,432	0,311	0,121
Бере Арданпон			3,200	0,320	0,223	0,097
Кюре			3,370	0,337	0,235	0,102

в растениях. Так, вытяжки из листьев груши, отличающихся повышенным содержанием хлорофилла, за одинаковый промежуток времени освещения теряют больше хлорофилла, нежели вытяжки из листьев с более низким содержанием зеленых пигментов.

Эти данные согласуются с описанными выше результатами опытов о пропорциональной зависимости между количеством разрушенного в процессе выцветания хлорофилла и других пигментов и их исходной концентрацией.

На различную устойчивость спиртовых и ацетоновых растворов хлорофилла к ультрафиолетовому свету на протяжении вегетации указывает М. Н. Чрелашвили (1962). По данным автора, стойкость пигментных растворов меняется с возрастом листа: она меньше в молодых листьях, т. е. в весенние и летние месяцы, по сравнению с осенне-зимними.

С точки зрения морозостойкости исследованных сортов на первых этапах вегетации не удалось установить какой-либо закономерности. В середине же и к концу вегетации, в период формирования урожая и подготовки растений к зиме, вытяжки из листьев морозостойких сортов, отличающихся повышенным в этот период содержанием хлорофилла по сравнению с неморозостойкими, за одинаковый период освещения теряли больше хлорофилла.

Таким образом, исследуя влияние света на ацетоновые растворы хлорофиллов «а» и «в», каротина и ксантофилла, удалось показать сопряженную связь между исходным количеством пигментов в растворе, экспозицией на свету и количеством разрушенных пигментов.

Растворы каротина оказались более стойкими по отношению к свету, чем растворы ксантофилла.

Каротин и ксантофилл оказывали тормозящее влияние на фотоокисление хлорофилла, причем более действенным был каротин.

Снятые спектры поглощения растворов пигментов в процессе выцветания дают возможность проследить последовательные изменения в кривых поглощения названных пигментов.

Вытяжки из листьев морозостойких сортов груши, отличающихся в середине и конце вегетации более высоким содержанием хлорофилла, обладают меньшей стойкостью к свету.

ЛИТЕРАТУРА

- Ивановский Д. О хлорофилле в живых хлоропластах. Изв. АН СССР, сер. биол., № 6, 1950.
Клешнин А. Ф. Растение и свет. Изд. АН СССР, М., 1954.
Красновский А. А., Воробьева Л. М., Пакшина Е. В. Исследование фотохимически активной формы хлорофилла у растений различных систематических групп. Физиология растений, т. 4, вып. 2, 1957.

- Красновский А. А., Дроздова Н. Н., Пакшина Е. Д. Действие каротина на фотохимические свойства хлорофилла. Биохимия, т. 25, вып. 2, 1960.
- Кухтевич И. А. К вопросу о фотохимической устойчивости аналогов хлорофилла — мелаллпроизводных феофитина. Проблемы фотосинтеза. Изд. АН СССР, М., 1959.
- Любименко В. Н. О превращениях пигментов пластид в живой ткани листа. Записки Императорской АН, т. 33, № 12, 1916.
- Рабинович Е. Фотосинтез, т. 1, Изд. ИЛ, М., 1951.
- Сапожников Д. И., Красовская Т. А., Маевская А. Н. Изменение соотношения основных каротиноидов зеленого листа под действием света. Тезисы докл. на II Всесоюз. конф. по фотосинтезу. Изд. АН СССР, М., 1957.
- Сидорин М. И. О выцветании хлорофилла в отмерших органах и тканях растений. Докторская диссертация, 1942.
- Судына О. Г. Методика визначення активності хлорофілази. Доповіді АН УРСР, № 2, 1959.
- Чрелашвили М. Н. Влияние ультрафиолетовых лучей на стойкость хлорофилла. Вестник Ботанического общества Грузинской ССР, вып. 1, 1962.
- Aronoff S., Mackinney G. The Photo-oxidation of chlorophyll. J. Amer. Chem. Soc., vol. 65, N 5, 1943.
- Perkowitz L. The stability of carotene in acetone and petroleum ether extracts of green vegetates. J. Biol. Chem., v. 149, N 2, 1943.
- Sauer K., Calvin M. Absorption spectra of sinach guantasomes and bleaching of the pigments. Biochim. et biophys. acta, v. 64, N 2, 1962.

ОСОБЕННОСТИ РАЗВИТИЯ И ЗИМОСТОЙКОСТЬ ОЗИМОГО РЫЖИКА

Д. К. Ряхова

Институт биологии Башкирского госуниверситета

По степени озимости культурные растения разделяются на три большие группы: озимые, двуручки и яровые, различающиеся между собой требованиями к температуре на стадии яровизации и продолжительностью последней. Однако единого мнения у исследователей по этим вопросам еще не выработалось.

Так, Н. В. Турбин (1950) считает, что озимые растения проходят стадию яровизации при температуре $0 - +10^{\circ}$ в течение 30—70 дней, но более ускоренно при температуре, близкой к 0° ; полуозимые способны яровизироваться при температуре $+3 - +15^{\circ}$ в течение 15—30 дней; яровые — при $+5 - +6^{\circ}$ в течение 7—15 дней.

По А. А. Авакяну (1960), потребность в комплексе факторов для прохождения стадии яровизации наблюдается у озимых культур в течение 20—60 дней; у полуозимых — 5—20 дней и яровых культур — 5—8 дней. Озимые проходят стадию яровизации при температуре $0 - +5^{\circ}$. Двуручки на длинном дне выколашиваются одновременно с яровыми (при посеве яровизи-

рованными и неярвизированными семенами), на коротком дне требуют ярвизации в течение 40—45 дней.

Имеются и другие данные, говорящие о том, что процесс ярвизации озимых культур может проходить и при повышенных температурах (Долгушин, 1958; Разумов, 1954).

Известно, что с особенностями прохождения стадий ярвизации и световой в значительной степени связана устойчивость озимых к неблагоприятным осенне-зимним условиям.

Литературные данные о времени завершения стадий ярвизации и световой у озимых культур в полевых условиях немногочисленны и противоречивы. По мнению одних исследователей (Вояков, 1949; Разумов, 1954 и др.), прохождение стадии ярвизации у озимых культур начинается осенью и заканчивается в начале зимы при отрицательных температурах или весной.

По данным других авторов (Федоров, 1959; Полтарев, 1958; Гирфанов и Виглов, 1959; Топорнина, 1961 и др.) стадия ярвизации у озимых растений в полевых условиях в зависимости от сорта, срока посева и условий осени полностью заканчивается в октябре или начале декабря.

По мнению некоторых авторов, озимые растения, закончив стадию ярвизации в полевых условиях до наступления устойчивой зимней погоды, успевают пройти осенью и световую стадию (Долгушин, 1958; Федулова, 1961; Полтарев, 1958 и др.).

Изучение степени озимости, времени окончания стадии ярвизации в полевых условиях, прохождения световой стадии и влияния их на перезимовку растений большинство авторов проводило на хлебных злаках и многолетних травах. Объектом же наших исследований был озимый рыжик, биология которого почти не изучена. Изучение указанных вопросов мы проводили на трех сортах: 'Саратовский озимый', 'Заволжский' и 'Заря социализма'.

Для установления степени озимости различных сортов озимого рыжика семена ярвизировали в холодильнике при температуре от 1—2° тепла в течение 7—15—21—30—43—52 дней. По истечении срока ярвизации семена подсушивали до воздушно-сухого состояния и в таком виде хранили до посева. Посев проводили одновременно ярвизированными и неярвизированными семенами.

В наших опытах подсушивание ярвизированных семян до воздушно-сухого состояния и хранение их в течение летнего периода при высоких температурах (25—30°) не приводило к их разъярвизации.

В опытах 1956—1962 гг. наблюдалось, что развитие растений озимого рыжика при весенне-летнем посеве ярвизированными и неярвизированными семенами проходило по типу озимых и зимующих культур. В начале у них развивалась прикорневая розетка, а затем появлялась стрелка, тогда как ярвой

рыжик образует стрелку уже при появлении первой пары настоящих листьев.

Яровизация, начавшаяся в семенах при оптимальных условиях для ее прохождения, может заканчиваться в растениях при повышенной температуре. Наличие перерыва между началом прохождения стадии яровизации в семенах и продолжением ее в растениях, вероятно, не является препятствием для полного завершения этой стадии. Таким образом, у недояровизированных семян прохождение стадии яровизации в растениях является продолжением процесса, начавшегося еще в семенах, и, чем больше яровизировались семена, тем быстрее заканчивалась стадия яровизации в растениях.

По нашему мнению, стадия яровизации в семенах озимого рыжика проходит полностью в течение 40—45 дней, так как дальнейшее удлинение периода яровизации семян не давало ускорения в развитии растений.

Для краткости изложения приведем только некоторые данные по одному сорту 'Саратовский озимый'.

Первый посев озимого рыжика неяровизированными семенами в 1956 году был проведен 28 апреля. Всходы появились 3—4 мая, а 3 июня у растений стала появляться стрелка. Следовательно, к началу июня озимый рыжик закончил прохождение стадии яровизации. Анализ температурных данных третьей декады апреля и мая месяцев показал, что ни в апреле, ни в мае не было оптимальных температур для прохождения стадии яровизации.

Начало цветения озимого рыжика было отмечено 21 июня и полное созревание 25 августа.

Проведенные подсчеты в опытах 1956 г. количества растений, имеющих различные фазы развития, показали следующее (в % от общего количества растений):

Сроки подсчетов	Фаза розетки	Стебле-вание	Бутони-зация	Цветение	Полная спелость
10 июня	7,3	64,6	4,8	23,3	—
8 сентября	—	8,0	2,6	1,6	87,8

Если одни растения (10/VII) находились в фазе розетки, то другие в это время были в фазах бутонизации и цветения.

В последующие годы весенне-летний посев озимого рыжика яровизированными и неяровизированными семенами проводили через каждые 10 дней (с мая по сентябрь месяц). Наблюдения за этими посевами показали следующее: чем раньше весной проведен посев неяровизированными семенами, тем более дружно растения образуют стрелку и переходят в последующие

фазы развития. При наиболее поздних сроках весенне-летнего посева развитие растений замедляется и идет крайне недружно. Так, озимый рыжик, посеянный неярвизированными семенами в мае месяце, плодоносит, но число плодоносящих растений уменьшается по мере приближения срока посева к концу месяца. При посеве в июне, а в иные годы в первых числах июля месяца, цветут и плодоносят лишь одиночные растения. Растения июльских сроков посева, как правило, образуют только



Рис. 1. Растения озимого рыжика 'Саратовский озимый' весеннего посева (4 мая 1961 года) неярвизированными семенами. Сфотографированы 30 сентября.

стрелку, а при посеве в третьей декаде этого месяца часть растений остается в фазе розетки.

Растения озимого рыжика, посеянного ярвизированными семенами (в течение 43 дней), цветут одновременно с растениями ярового рыжика (посеянными неярвизированными семенами) или позднее на 3—7 дней. Следует заметить, что развитие озимого рыжика, посеянного ярвизированными семенами, проходило так же дружно, как и у растений, посеянных с осени.

У растений озимого рыжика июньских сроков посева (неярвизированными семенами) наблюдалось сильное ветвление с образованием большого числа розеток. Кроме основной верхушечной розетки стебля, каждый боковой побег заканчивался розеткой. В большинстве случаев в пазухах листьев также по-

являлись розетки. У основания некоторых розеток были образованы вздутия, утолщения.

У некоторых растений озимого рыжика весеннего посева обилие розеток сочеталось с наличием цветущих ветвей. Если одна ветвь заканчивалась репродуктивными органами, то на верхушке остальных ветвей и в пазухах листьев были розетки (рис. 1).

Наличие большого количества розеток, а также образование утолщенных наплывов у их основания связано с условиями развития растений. Весенне-летний период является благоприятным для накопления пластических веществ, которые используются растениями на образование вегетативных органов. Образование розеток на верхушке стеблей и в пазухах листьев можно рассматривать как результат торможения развития, а не разъяровизации.

Учитывая важность вопроса о сроках завершения озимыми культурами стадии яровизации в полевых условиях осенью и влиянии их на перезимовку растений, нами проводилось изучение этого вопроса в течение трех лет.

Перед началом наступления устойчивой зимней погоды, в середине зимы и к весне, растения выкапывали и пересаживали их в сосуды, которые переносили в лабораторию на непрерывное освещение.

При взятии проб 30 октября 1955 г. у растений всех сроков посева (15—20—25—30 августа) через 6 дней началось стрелкование. При последующих сроках взятия проб (12/I и 10/IV 1956 г.) стрелкование растений было отмечено через 4 дня.

В 1956 году при взятии проб 21 ноября все растения дружно стрелковали. Растения первых трех сроков посева (15—20—25 августа) образовали стрелку через 5 дней, а последующих двух сроков посева (30/VIII и 5/IX) — через 8 дней. Растения более поздних сроков посева были слабо развитые и, видимо, в связи с меньшим запасом пластических веществ отставали в развитии. Отставание в росте и развитии растений поздних сроков посева наблюдалось весной и в полевых условиях.

В 1957 году при взятии проб 15 ноября все растения дружно стрелковали на 4—7 день после внесения их в лабораторию. Отставали в развитии растения поздних сроков посева (5/IX). При втором сроке взятия проб, 15 января, растения дружно стрелковали на 5—6 день после внесения их в лабораторию.

Проведенные наблюдения показали, что стрелкование растений озимого рыжика происходит через одинаковое число дней, как при внесении растений на непрерывное освещение в ноябре, так и в январе месяцах. Это говорит о том, что озимый рыжик, посеянный в августе и начале сентября (5/IX), уходит в зиму с завершенной стадией яровизации.

Нами была сделана попытка изучить влияние продолжитель-

ности осенней вегетации на дальнейшее развитие озимого рыжика. С этой целью в январе 1958 года по двум срокам посева (20/VIII и 5/IX) были взяты растения и часть из них была поставлена в условия непрерывного освещения, а другая часть — на короткий день. Стрелкование растений проходило одновременно как на непрерывном освещении, так и на коротком дне (10 часов). Бутонизация растений по первому сроку посева в варианте непрерывного освещения была на 5 дней раньше и по второму сроку посева (5/IX) на непрерывном освещении — на 6—12 дней раньше, чем на коротком дне. Растения более ранних сроков посева на 5—7 дней раньше приступали к бутонизации, чем растения более поздних сроков посева.

Аналогичные данные были получены в 1961 и 1962 гг. в полевых условиях. Весной (27/III—5/IV), в первый же день после схода снега, часть растений была поставлена в условия короткого дня, а остальные растения на делянке находились на естественном дне. Данные наблюдений приведены в таблице 1.

Таблица 1

Влияние продолжительности осенней вегетации на развитие озимого рыжика 'Саратовский озимый' весной при различной длине дня

Сроки посева	Естественный день		Короткий день		Отставание в развитии на коротком дне (в днях)	
	начало бутонизации	начало цветения	начало бутонизации	начало цветения	начало бутонизации	начало цветения
9/VIII 1960 г.	16/V	20/V	23/V	30/V	7	10
31/VIII 1960 г.	18/V	23/V	1/VI	19/VI	14	27
22/VIII 1961 г.	9/V	12/V	12/V	17/V	3	5
2/IX 1961 г.	10/V	12/V	18/V	22/V	8	10
13/IX 1961 г.	11/V	14/V	18/V	1/VI	7	17

На коротком дне растения отстают в развитии по сравнению с растениями, находившимися на естественном длинном дне. Притом это различие тем больше, чем меньше растения с осени вегетировали. По нашему мнению, у растений озимого рыжика ранних сроков посева, находившихся на коротком дне, отставание в развитии обусловлено недостаточным количеством ассимилятов.

Из литературных данных известно, что зимостойкость озимых растений находится в тесной зависимости от возраста и времени окончания осеннего роста. Для изучения зимостойкости проводили наблюдения за разновозрастными растениями.

С этой целью проводили посев озимого рыжика в различные сроки и по различным предшественникам.

Проведенными наблюдениями и подсчетами установлено, что наибольшая гибель растений озимого рыжика была на делянках ранних сроков посева. Притом значительное изреживание растений ранних сроков посева наблюдалось лишь при наличии с осени благоприятных условий для интенсивного роста. В годы, когда не было условий для интенсивного роста с осени, различия между ранними и поздними сроками посева по количеству перезимовавших растений были небольшими.

При одних и тех же сроках посева, но различных предшественниках, отмечалась также неодинаковая зимостойкость растений. По лучшим предшественникам растения интенсивнее росли с осени и в зиму уходили более развитыми. На этих посевах была отмечена несколько большая гибель растений в осенне-зимний и весенний периоды.

Выводы

1. Озимый рыжик имеет непродолжительную стадию яровизации. В наклюнувшихся семенах он полностью ее проходит в течение 40—45 дней. В полевых условиях растения озимого рыжика завершают стадию яровизации за более короткий промежуток времени и при более повышенной температуре, чем при яровизации семян в лабораторных условиях.

2. Растения озимого рыжика августовских сроков посева и посева в начале сентября уходят в зиму с завершенной стадией яровизации. В наших опытах окончание стадии яровизации не приводило к резкому снижению зимостойкости растений.

3. Фотопериодические опыты показали, что растения озимого рыжика ранних сроков посева частично проходят световую стадию еще осенью.

4. В наших опытах (1955—1962 гг.) почти ежегодно (кроме 1959 г.) наблюдалось значительное изреживание растений озимого рыжика ранних сроков посева. Недостаточная зимостойкость растений ранних сроков посева связана с особенностями их стадийного развития. Наиболее зимостойкими являются молодые, достаточно развитые растения.

Работа выполнена под руководством профессора Л. И. Сергеева.

ЛИТЕРАТУРА

- Авакян А. А. Биология развития сельскохозяйственных растений. Госиздат с.-х. лит., М., 1960.
- Вояков М. Д. О причинах гибели озимой пшеницы в Предуралье. Советская агрономия, № 12, 1949.
- Гирфанов В. К., Виглов Т. Т. Стадийное развитие, зимостойкость и продуктивность озимых хлебов. Агробиология, № 1, 1959.

- Долгушин Д. А. Особенности стадийного развития озимой пшеницы в условиях осеннего посева. Агробиология, № 3, 1958.
- Полтарев Е. М. Прохождение стадии яровизации гибридной и негибридной пшеницы в естественных условиях. Агробиология, № 3, 1958.
- Разумов В. И. Среда и особенности развития растений. Сельхозгиз, 1954.
- Разумов В. И. К итогам исследований по теории стадийного развития. Агробиология, № 5, 1957.
- Топорнина Н. А. Прохождение стадии яровизации у озимой пшеницы в полевых условиях. Агробиология, № 1, 1961.
- Турбин Н. В. Генетика с основами селекции. Госиздат «Сов. наука», М., 1950.
- Федоров А. К. Особенности развития зимующих растений. Изд. АН СССР, М., 1959.
- Федулова Н. М. Стадийное развитие озимого ячменя в условиях осеннего посева. Агробиология, № 3, 1961.

НЕКОТОРЫЕ РЕЗУЛЬТАТЫ ПО ПРЕДПОСЕВНОМУ ЗАКАЛИВАНИЮ ПЛОДОВЫХ РАСТЕНИЙ К ЗАСУХЕ

Т. Н. Пустовойтова, Е. З. Окнина

Институт физиологии растений им. К. А. Тимирязева АН СССР

Повышение засухоустойчивости сельскохозяйственных растений имеет большое значение в засушливых районах Советского Союза.

Метод предпосевного закаливания семян к засухе, разработанный П. А. Генкелем, с успехом применяется на многих однолетних культурах. Метод основывается на положении Мичурина (1934) о высокой пластичности растения и особенно гибридных растений в начальный период их жизни, способности легко приспособляться к неблагоприятным условиям внешней среды. Работами Генкель и Марголиной (1954) и Генкель, Морозовой, Прониной (1962) на примере подсолнечника и томатов установлено, что закаливание сохраняется в течение 3—6 поколений.

В связи с отсутствием данных по повышению засухоустойчивости плодовых растений мы использовали метод предпосевного закаливания семян плодовых растений с целью получения засухоустойчивых подвоев и направленного воспитания гибридных растений.

В качестве опытного материала служили семена различных сортов яблони, алычи, сливы, абрикоса и персика. Семена после стратификации в период наклевывания отмывали от песка, снимали воду с поверхности семян фильтровальной бумагой и подсушивали при комнатной температуре до различной потери веса — от 5 до 38% (веса семян после стратификации). Опыты проводили в Москве и на Опытно-селекционной станции ВИР'а в г. Крымске.

Наблюдения за выживаемостью сеянцев на 34-ый день после высева показали, что выживаемость сеянцев закаленных расте-

ний на 15—40% выше, чем у незакаленных (табл. 1). Исследованиями Деминой (1955) установлено, что лабораторная и полевая всхожесть и энергия прорастания семян кукурузы в результате закалки увеличивается. По нашим данным закалка семян плодовых растений благоприятно влияет на интенсивность роста сеянцев плодовых растений и увеличение диаметра корневой шейки как в условиях оптимальной влажности, так и в условиях засухи.

Таблица 1

Выживаемость и интенсивность роста предпосевно закаленных сеянцев плодовых растений

Характеристика растений	Выживаемость сеянцев в % на 34 день после высева	Высота (в см)	Диаметр корневой шейки (в см)
		на 120 день	после высева
Алыча сорта 'Риони'			
Контроль	35,2	64,7	0,7
Закалка 5%	78,9	79,5	1,1
Закалка 10%	75,0	70,9	0,9
Закалка 25%	30,0	72,3	0,7
Слива 'Гаркуша' (Венгерка итальянская)			
Контроль	42,8	13,8	0,3
Закалка 5%	52,6	38,1	0,7
Закалка 10%	57,8	21,0	0,4
Закалка 30%	55,0	20,4	0,6
Персик дикий			
Контроль	46,0	77,3	—
Закалка 5%	64,0	74,1	—
Закалка 10%	72,0	74,2	—
Закалка 15%	55,0	84,0	—
Закалка 23%	55,0	79,7	—
Закалка 30%	54,0	87,2	—

Закалка приводит к более интенсивному росту корневой системы плодовых растений, что является одной из приспособительных особенностей плодовых растений к засухе (табл. 2).

Таблица 2

Объем корневой системы предпосевно закаленных сеянцев абрикоса на 135 день после высева

Степень закалки	Объем корневой системы (см ³)
Контроль	2,96
Закалка 5%	4,10
Закалка 10%	3,35

По данным Красовской (1935) практически более засухоустойчивыми плодовыми растениями являются те, которые обладают мощной, глубоко идущей корневой системой. Демина (1955) показала, что корневая система закаленных растений кукурузы по мощности развития превышает корневую систему контрольных растений. В наших опытах наиболее интенсивный рост сеянцев отмечен при подсушивании после стратификации семян алычи, сливы и абрикоса до потери ими 5% веса, а семян персика до 30%. Интенсивный рост сеянцев, полученных из закаленных семян, вероятно, свидетельствует о большем накоплении нуклеиновых кислот в растениях. Сатарова и Творус (1962) наблюдали большее накопление нуклеиновых кислот в листьях закаленных растений картофеля. Н. А. Гусев (1959) выявил большее накопление фосфора и нуклеопротеидов в листьях закаленных растений пшеницы.

Исходя из этих данных, мы предположили, что изменения в содержании нуклеиновых кислот происходят в семенах уже в процессе закалики при подсушивании.

С этой целью семена контрольные и закаленные фиксировали смесью Карнуа. После соответствующей обработки, принятой в микроскопической технике, препараты красили основным фуксином (реактив Шиффа) по Фельгену для выявления ДНК и метилгрюн-пиронином по Унна для обнаружения в тканях РНК. Наблюдения за содержанием РНК в точке роста почки и корня, в прососудистой системе зародыша закаленных и незакаленных семян абрикоса и яблони показали, что в протоплазме клеток закаленных семян накапливается больше РНК, что можно объяснить возможным подавлением активности рибонуклеазы в результате возрастания водного дефицита. По данным В. Кесслера (1961) значительное подавление активности рибонуклеазы наблюдалось при возрастании водного дефицита до 18% у листьев яблони и других растений. Возрастание количества рибонуклеиновой кислоты и изменение ее состава наблюдал Вест (1962) при проращивании семян кукурузы с недостаточным водоснабжением.

Нами обнаружено некоторое увеличение диаметра ядра и ядрышка в клетках точки роста почки и корня семян абрикоса (табл. 3).

Таблица 3

Диаметр ядра и ядрышка в клетках предпосевно закаленных семян абрикоса (в микронах)

Вариант опыта	Диаметр ядра		Диаметр ядрышка	
	точка роста почки	точка роста корня	точка роста почки	точка роста корня
Контроль	3,7	4,6	1,2	2,1
Закалка	4,3	5,0	2,1	2,3

Накопление РНК в тканях закаленных семян свидетельствует о значительной физиологической активности тканей, объясняет более интенсивный рост сеянцев, полученных из закаленных семян, большую устойчивость их к действию высоких температур и повышение энергетического уровня, который, по мнению П. А. Генкеля (1961), является важным свойством закаленных растений.

Закаливание семян вызывает некоторую пиронинофилию ядер в клетках меристематических тканей зародыша. Необходимо отметить, что большим сродством к пиронину обладают зерна хроматина, расположенные по периферии ядра, тогда как хроматин около ядрышек окрашивается метиленовым зеленым. Проявление у ядер сродства к пиронину обусловлено изменением состояния ДНК в ядре и, по мнению В. Г. Конарева (1959), связано с деградацией и частичной деполимеризацией молекулы ДНК.

При обработке препаратов, полученных из закаленных семян, реактивом Шиффа также наблюдаются изменения в состоянии ДНК ядер. Ядра клеток незакаленных семян имеют фиолетовую окраску, ядра же меристематических тканей закаленных семян — красно-фиолетовую. Кроме того, отмечено изменение свойств рибонуклеиновой кислоты ядрышка. Ядрышки в клетках камбиальных тканей закаленных семян в большей части окрашиваются в розовый цвет при обработке препаратов реактивом Шиффа и лихтгрюном, у незакаленных семян ядрышки — зеленые. Эти изменения нуклеиновых кислот носят очаговый характер и охватывают меристематические ткани, особенно в прокамбии. Размеры очагов зависят, по-видимому, от степени закаливания, т. е. от степени ответной реакции семян на временное обезвоживание.

Эти изменения в состоянии ДНК, вероятно, носят обратимый характер и также способствуют более интенсивному росту.

Наши данные по содержанию крахмала в листьях закаленных растений (метод крахмальной пробы Генкеля, 1956) подтверждают результаты наблюдений Генкеля, Морозовой, Прониной (1962) о большей синтетической способности листьев закаленных растений, перенесших длительную засуху. Так, в листьях закаленных растений алычи (5% закалки) несколько больше сохраняется крахмала после завядания, чем у контроля.

Температура порога коагуляции протоплазмы клеток нижнего эпидермиса листа закаленных растений абрикоса выше, чем у контроля: контроль — 49,8° С, закалка 5% — 52,0° С. Подобная закономерность получена Колотовой на листьях пшеницы, Деминой (1955) на листьях кукурузы.

Необходимо отметить, что у закаленных растений в большинстве случаев увеличивается оводненность листьев и содержание связанной воды, что характеризует большую засухоустойчивость растений (Еремеев, 1939; Демина, 1955; Гусев, 1959; Баданова, 1961). Наши данные приводятся в табл. 4.

Таблица 4

Содержание свободной и связанной воды в листьях предпосевно закаленных плодовых растений (в % на сырое вещество)

Характеристика растений	Общая вода	Свободная вода	Связанная вода
Вишня 'Лотовая'			
Контроль	63,4	45,0	18,4
Закалка 25%	66,4	39,0	27,1
Алыча			
Контроль	61,0	38,6	22,4
Закалка 5%	65,1	37,8	27,3
Алыча 'Риони'			
Контроль	64,3	57,3	7,0
Закалка 5%	61,1	44,2	16,9
Закалка 10%	60,9	39,1	21,8
Закалка 25%	62,4	43,1	19,3

П. А. Генкель (1946) считает, что увеличение связанной воды в листьях закаленных растений приводит к увеличению сильно гидратируемых воднорастворимых белков.

Засухоустойчивость растений характеризуется также и способностью протоплазмы клеток переносить обезвоживание. При помощи эксикаторного метода Генкеля (1956) удалось установить, что у предпосевно закаленных растений число клеток, оставшихся живыми, больше, чем у контроля. У контроля 3,7% живых клеток, а у закаленных растений при 5% закалке — 99,0% и при 13% закалке — 79,1%. В опыте были использованы растения в возрасте одного месяца.

В результате закаливания повышается водоудерживающая способность листьев плодовых растений, перенесших длительную засуху (табл. 5).

Генкель и Колотова (1934) показали, что закаленные растения пшеницы обладают несколько большей водоудерживающей способностью, чем контрольные. Еремеев (1939), работая с многими плодовыми растениями, установил, что засухоустойчивые породы и сорта плодовых растений отличаются повышенной водоудерживающей способностью.

Закаленные растения обладают повышенной интенсивностью дыхания, что можно отнести за счет более интенсивной жизне-

Таблица 5

Водоудерживающая способность листьев предпосевно закаленных растений

Порода, сорт	Степень закалки в %	Потеря воды (в % от исходного уровня)	
		за 7 час.	за 25 час.
Алыча	Контроль	51,8	66,1
	Закалка 5%	46,3	50,2
Слива 'Реклонд'	Контроль	60,1	77,9
	Закалка 25%	21,8	69,0

деятельности растений. Подобные результаты получены также в лаборатории П. А. Генкеля (1946) на 3—9-дневных проростках пшеницы.

Выводы

1. Предпосевное закаливание семян яблони, сливы, алычи, вишни, абрикоса и персика обеспечивает более интенсивный рост надземной массы и корневой системы сеянцев, увеличивает их жизнеспособность в условиях засухи. Лучшие результаты дает закалка наклюнувшимися семенами алычи, сливы, абрикосов при 5% потери веса семян, а персика — при 30% путем подсушивания после стратификации.

2. Закалка семян вызывает накопление РНК и некоторую пиронинофилию ядер, а также изменение свойств РНК ядрышка в клетках закаленных семян.

3. Предпосевное закаливание способствует некоторому увеличению содержания общей и связанной воды в листьях, повышению водоудерживающей способности листьев и увеличению температурного порога коагуляции белка протоплазмы.

ЛИТЕРАТУРА

- Баданова К. А. Значение коллоидно-химических свойств протоплазмы для засухоустойчивости растений. Водный режим растений в засушливых районах СССР. Изд. АН СССР, М., 1961.
- Генкель П. А. Устойчивость растений к засухе и пути ее повышения. Труды ИФР АН СССР, т. 5, вып. 1. М.—Л., 1946.
- Генкель П. А. и Колотова С. С. О предпосевной закалке растений к засухе в условиях вегетационного опыта. Изв. Перм. биологического научно-исследовательского ин-та, т. IX, вып. 1—3, 1934.
- Генкель П. А. и Марголина К. П. О наследовании приобретенных свойств у подсолнечника. Физиология растений, т. 1, № 1, 1954.
- Генкель П. А. Диагностика засухоустойчивости культурных растений и способы её повышения (методические указания). Изд. АН СССР, М., 1956.

- Генкель П. А. Повышение засухоустойчивости растений. Вестник АН СССР, № 10, 1961.
- Генкель П. А., Морозова Р. С., Пронина Н. Д. О синтетической способности закаленных к засухе растений томатов. Физиология растений, т. 9, вып. 1, 1962.
- Гусев Н. А. Некоторые закономерности водного режима растений. Изд. АН СССР, 1959.
- Демина О. К. Направленное повышение засухоустойчивости кукурузы. Автореферат канд. дисс., ИФР АН СССР, 1955.
- Еремеев Г. Н. Диагностика засухоустойчивости плодовых растений. Тр. госуд. Никитского ботанического сада, т. XXI, в. 2, 1939.
- Конарев В. Г. Нуклеиновая кислота и морфогенез растений. Изд. «Высшая школа», М., 1959.
- Красовская И. В. Физиологические основы селекции на засухоустойчивость. Теоретические основы селекции, т. 1, 1935.
- Мичурин И. В. Итоги 60-летних работ. Сельхозгиз, 1934.
- Сатарова Н. А., Творус Е. К. Влияние суховей на содержание нуклеиновых кислот и белка в листьях картофеля. II научная конференция по нуклеиновым кислотам растений. (Рефераты докладов). Уфа, 1962.
- Kessler B. Nucleic acids as factors in drought resistance of higher plants. Recent advances in botany VII. From lectures and symposia presented to the IX International Botanical Congress, Montreal 1959, 1961.
- West S. H. Protein, nucleotide and ribonucleic acid metabolism in corn during germination under water stress. Plant Physiol., 37, N. 3, 1962.

О ЗНАЧЕНИИ ВОДНОГО РЕЖИМА В ПРИСПОСОБИТЕЛЬНОМ МЕТАБОЛИЗМЕ, УСТОЙЧИВОСТИ И ПРОДУКТИВНОСТИ РАСТЕНИЯ

В. В. Гриненко

Северо-Кавказский зональный научно-исследовательский институт садоводства и виноградарства

В основе устойчивости растений лежит способность к быстрой перестройке элементов клетки с изменением уровня и направления биохимических процессов и предохранением ее от внезапного обезвоживания.

На необходимости исключения фактора внезапности и обязательной постепенности этого процесса базируется теория закаливания растений (Максимов, 1952; Туманов, 1960; Генкель, 1960).

Изменение свойств протоплазмы и, в первую очередь, белковых мицелл под влиянием обезвоживающих факторов сопряжено с изменением подвижности молекул воды, связанной с белковыми и другими структурами (Лебедев, 1963).

Новый уровень водного режима, в свою очередь, изменяет функциональную деятельность этих структур. Если рассматривать с этих позиций изменение состояния воды в клетках, определяющее степень ее структурного связывания или осмо-

тическим поглощением, то обнаруживаемая интегральность этого свойства позволяет опираться на него при анализе направления приспособительного метаболизма и сравнительной оценке устойчивости растительных организмов.

Исходя из последних работ Курсанова и Вартапетяна (1961), Лебедева (1963), Самуилова и Ефремова (1962) с использованием дейтерия и трития, показавших быструю обмениваемость воды, но вместе с тем и различия в степени связывания воды живой протоплазмой и коллоидами неживой клетки, следует рассматривать наблюдаемые изменения состояния воды не с точки зрения существования разных «форм» воды и их смены, а с позиций изменения внутренних структурных связей в живой клетке, способных более или менее прочно удерживать воду.

На обширной территории пастбищ южного Таджикистана в поясе низкотравных полусаванн (по классификации П. Н. Овчинникова, 1948), южных предгорий, большие пространства принадлежат осоково-мятликовой ассоциации с эдификаторами: мятлик луковичный (*Poa bulbosa* L.) и осока толстостолбиковая (*Carex pachystylis* Gay).

Аспективное преобладание и биологическая продуктивность этих видов тесно связаны с условиями этой зоны и уровнем водного режима растений.

Растительный покров в засушливый год, при падении почвенной влаги до 4—5% и повышении температуры в апреле до 30—35°, развивается крайне медленно. Растения, не имея условий для своего развития, долгое время не переходят в репродуктивную фазу.

На этом фоне четко проявляются различия в защитных реакциях и формировании устойчивости растений к засухе.

В обычных условиях осока толстостолбиковая характеризуется более высоким уровнем водообмена, чем мятлик (табл. 1).

Таблица 1

Интенсивность транспирации мятлика луковичного и осоки толстостолбиковой

Объекты и факторы	Фаза цветения 9/III		Фаза плодоношения 9/IV	
	10 час.	13 час.	10 час.	13 час.
Мятлик луковичный	757,6	969,2	914,6	729,8
Осока толстостолб.	721,6	1167,6	1337,9	1416,3
T° воздуха	13,8	22,6	18,0	23,2
Относительная влажн. воздуха	72,0	52,5	74,0	48,3
Почвенная влага	11,8		9,3	

Характерно, что дневная депрессия, наблюдаемая у мятлика в период напряжения температурного и водного факторов в фазе плодоношения, не имеет места у осоки, что связано с более высокой требовательностью мятлика к влаге.

В засушливые годы осока обладает большим диапазоном сокращения скорости водообмена без повреждений, чем мятлик.

Падение активности транспирации до 225 мг воды на г веса в час сопровождается массовым отмиранием растений мятлика (в последние сроки исследования оставались лишь единичные выжившие растения). Осока, способная выдерживать без необратимых повреждений более значительное снижение транспирационного процесса (в среднем 75 мг в час), постепенно занимает доминирующее положение в травостое. К концу марта растительный покров был представлен почти исключительно этим видом (табл. 2), играющим значительную роль в водном балансе территории.

Сравнительные материалы, полученные в условиях различной обеспеченности растений влагой от типичной для данной зоны до глубокого ее дефицита, подтверждают положение Н. А. Максимова о том, что растения сухих местообитаний нельзя назвать сухолюбивыми. Они являются лишь более засухоустойчивыми, т. е. способными выносить недостаток влаги с меньшим ущербом, нежели растения влажных местообитаний.

Таблица 2

Количество вегетативных побегов, зеленой массы и испарение влаги растениями с единицы площади

Дата	мятлик луковичный			осока толстостолб.			разнотравье		
	1	2	3	1	2	3	1	2	3
17/I	1100	7,08	60,21	150	1,44	8,51	250	3,16	13,25
9/II	1040	11,37	42,04	450	6,04	20,66	540	5,54	14,91
5/III	250	4,60	14,47	450	7,06	19,97	180	3,14	8,13
20/III	50	1,29	5,15	450	9,31	39,40	60	2,83	19,14
9/IV	40	0,77	2,74	100	2,33	6,88	20	1,00	5,91

Примечание: 1 — Количество побегов на 1 м²; 2 — Зеленая масса на 1 м²; 3 — Испарение влаги растениями с 1 м².

При лимите водных ресурсов растения во много раз сокращают водообмен. Но это сопровождается общим угнетением их роста и развития. Депрессия тем глубже и значительнее, чем менее пластично растение (табл. 3).

В благоприятные годы зеленая масса мятлика луковичного превышает массу осоки толстостолбиковой. В годы с критическим для растений уровнем водообеспеченности синтез органи-

Таблица 3

Активность водообмена и биологическая продуктивность растения

Вид	Максимум транспирации (в г/ м ² в час)		Зелен. масса раст. (с 1 м ² в г)		% к типичн. условиям
	типичн. услов.	засуш. услов.	типичн. услов.	засуш. услов.	
осока толстостолб.	81,9	1,9	84,5	4,6	5,4
мятлик луковичный	58,9	2,9	50,5	7,1	14,0

ческого вещества у осоки более активен. Бóльшая стойкость осоки по сравнению с мятликом к недостатку влаги находится в связи со способностью первой к внутреннему регулированию процессов водообмена. При недостаточном количестве влаги в почве (18%) у мятлика усилением в 80 атмосфер можно отнять до 80% содержащейся в тканях воды. При падении запасов влаги в почве до 8—6% мятлик продолжает отдавать те же 80% влаги. Дальнейшее снижение уровня влаги вызывает масовую гибель надземной части растения с переходом луковички в состояние вынужденного летнего покоя. Отдельные экземпляры, выдерживающие засуху, развивают водоудерживающую способность и сокращают отдачу воды до 55%, при использовании водоотнимающей силы той же величины. Для осоки толстостолбиковой характерна постепенная перестройка коллоидных систем с нарастанием способности удерживать воду. В конце вегетации структурно связывается до 79% влаги. Можно считать, что именно крайне динамичная регуляторная способность позволяет растениям переносить длительный период завядания без необратимых нарушений и определяет степень их устойчивости к засухе.

Исследования, проведенные над различными группами растений с разной длиной вегетационного периода и разной устойчивостью к засухе, показали, что, чем активнее и глубже идет процесс перестройки и ограничение подвижности молекул воды, тем устойчивее растение. У солянок, в зоне южных полупустынь, сменяющих в летней синузии перешедшие в состояние летнего покоя эфемеронды и трагаканты в субальпийском поясе сухих высокогорных зон Таджикистана, эта способность выражена особенно ярко. По мере усиления засухи только 10—15% влаги может быть отнято силой в 80—100 атмосфер. Эфемеронды типы *Gagea graminifolia* (гусиный лук), отчасти *Ranunculus pinnatisectus* (лютик), а также с короткой вегетацией в условиях субальпикки *Poa Zaprjagaei*, этой способностью почти не обладают.

Из числа исследованных в свое время культурных растений высокая пластичность и способность к структурной перестройке в условиях водного дефицита свойственна сорго, в значительно меньшей степени ею обладает кукуруза, и очень слабо она выражена у хлопчатника (Гриненко, 1963).

Влияние засухи изменяет обмен веществ во всех его последовательных звеньях, начиная от фиксации углекислоты до синтеза высокополимерных соединений коллоидной природы, на-

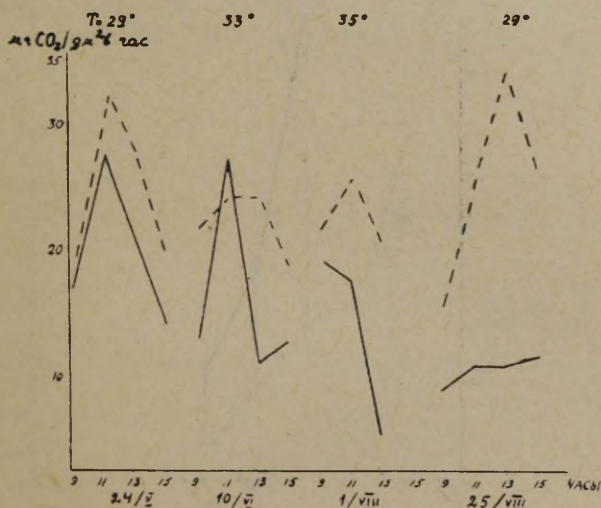


Рис. 1. Суточные изменения активности фотосинтеза (CO₂ мг/дм² в час).
 ————— неорошаемая; ————— орошаемая.

правление структурной перестройки которых определяет стойкость протоплазмы клеток и устойчивость тканей растения к неблагоприятным факторам.

Работами в области фотосинтеза показано, что действие засухи прежде всего выражается в замедлении перехода углерода C¹⁴ от одного соединения к другому в цепи фотосинтетических и постфотосинтетических процессов. Вторым последствием засухи является сосредотачивание C¹⁴ в аланине, которое автор связывает как с замедлением использования его в синтезе белка, так и с усилением его синтеза за счет фосфорных эфиров сахаров и сахарозы. Наконец, засуха снижает темпы перехода низкомолекулярных соединений в высокомолекулярные. Снижение доли активности углерода в синтезе высокомолекулярных соединений вызывает образование сахарозы, в виде которой происходит накопление основного количества углерода, поглощенного в фотосинтезе.

Исходя из этих представлений, легко интерпретировать полученные данные при исследовании земляники в условиях нарастающей засухи в центральной части Северо-Кавказского края.

В начале засушливого периода нарастание элементов засухи как бы стимулирует защитные реакции, ограничивающие свободное передвижение молекул воды. Способность клеток удерживать воду возрастает. Однако переход напряженности фак-

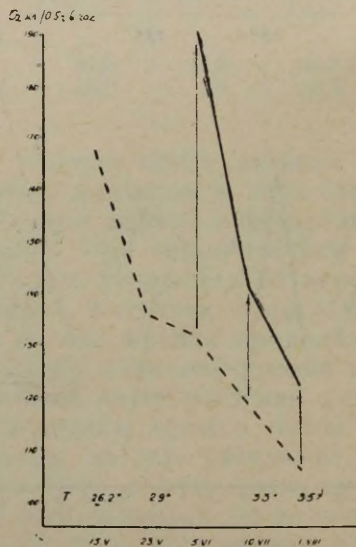


Рис. 2. Интенсивность дыхания листьев земляники (мг O₂ на 0,5 г веса за 30 мин.) — неорошаемая; — — — орошаемая.

торов через критический для земляники порог ингибирует эти реакции и направляет обмен в сторону патологических отклонений. Растения теряют способность регулирования водного баланса и погибают от быстрого обезвоживания, вызванного несоответствием между затрудненным поступлением влаги и активным расходом ее на испарение. Неустойчивое равновесие водного баланса клеток, изменяющегося в течение дня, коррелирует со снижением фотосинтетической активности хлоропластов, вызывает длительные и глубокие дневные депрессии ассимиляции и общее снижение фотосинтетической деятельности (рис. 1). Ограниченный синтез дыхательных субстратов приводит к подавлению процессов биологического окисления, интенсивность поглощения кислорода резко падает (рис. 2). Растения, лишенные субстратов и энергии, теряют свою стойкость.

В процессе приспособительного метаболизма меняются такие свойства клеток как эластичность, гидрофильность и структурная вязкость протоплазмы.

Косвенным показателем последствий ингибирования защитных реакций является изменение термостойкости метаболитов — температурных порогов дегидратации биокolloидов, определяемых электрометрически по экзоосмосу электролитов.

При ступенчатом термическом воздействии на ткани растения в первой половине вегетации первый термический порог, вызывающий дегидратацию наименее стойких соединений, ле-

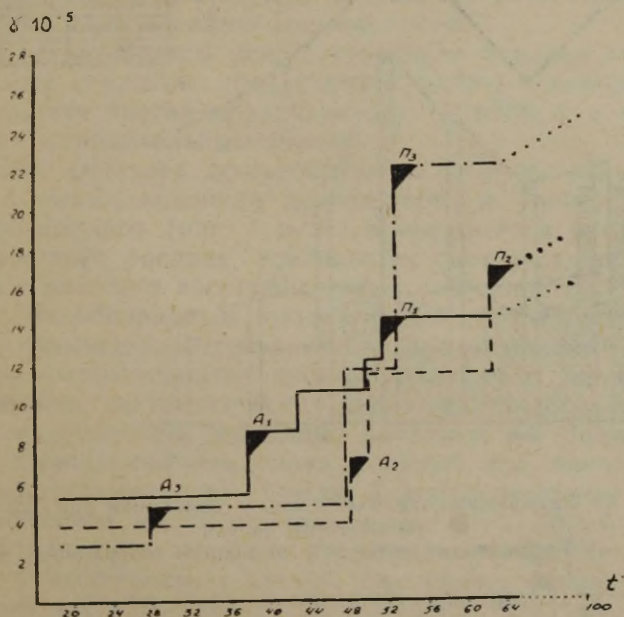


Рис. 3. Температурные пороги дегидратации биокolloидов у земляники без орошения.

А — первый термический порог; П — последний термический порог. 1 — май, 2 — июнь, 3 — июль.

жит в зоне 39—40°, последний порог по выходу электролитов, приравняемый убитым при кипячении клеткам, — в зоне 53—54° (рис. 3). Напряжение элементов засухи сдвигает эти пороги: первый в зону 50°, второй — в зону 65°. Это совпадает с максимальной величиной водоудерживающих сил в клетке. Усиление напряженности факторов приводит к потере термостойкости. Первый термический порог дегидратации перемещается в зону 29—30°, а последний — в зону 54—55°.

Вода, до этого времени удерживаемая коллоидами, свободно отдается вместе с растворенными в ней минеральными и органическими соединениями.

Фотометрия водных вытяжек тканей земляники, подвергнутой ступенчатому термическому воздействию, позволяет установить тесную корреляцию между величиной порогов и выходом калия, постепенно освобождающегося при дегидратации биокolloидов.

Динамичность формирования и ослабления стойкости биокolloидов, а также водоудерживающая их способность нахо-

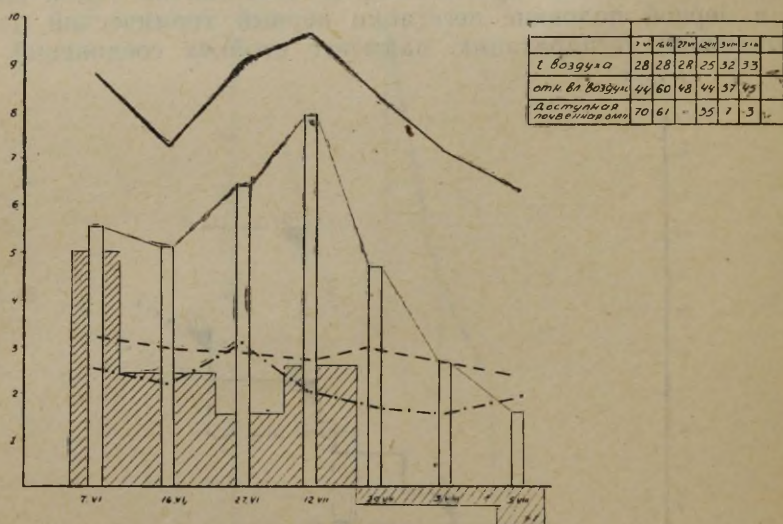


Рис. 4. Физиологические изменения у земляники при усилении напряжения засухи.



Удержание воды в % от общего содержания; масшт. 1:5.

— — — Содержание гемицеллюлоз (в % на абс. сух. вес); масшт. 1:1.

— · — · — Содержание крахмала (в % на абс. сух. вес); масшт. 1:1.

· · · · · Содержание белков (в %); масшт. 1:1.



Чистая продуктивность фотосинтеза (в г); масшт. 1:10.

дятся в тесной корреляции с изменением некоторых коллоидных соединений растений, выраженном в суммарном количественном виде (рис. 4). Так, прямая корреляция устанавливается с высокополимерными углеводами типа гемицеллюлоз, составляющих основу клеточных стенок, и частично с крахмалом. Изменения в содержании этих соединений адекватны изменениям способности клеток к удерживанию воды. Резкое падение их содержания в критический переломный момент совпадает с потерей водоудерживающей способности. Эта коррелятивная зависимость математически достоверна. Коэффициент корреляции

(г) равен 0,86. Таким образом, устанавливаемую отдельными авторами связь между содержанием крахмала или гемицеллюлоз (Оголевец, 1960) и устойчивостью растений можно рассматривать скорее с точки зрения значения этих веществ в качестве коллоидных систем, а не запасных резервов для мобилизации осмотически активных веществ, играющих в стойкости растения, по-видимому, второстепенную роль. Содержание воднорастворимой фракции углеводов претерпевает небольшие изменения вне связи с формированием или ослаблением устойчивости. Коэффициент корреляции составляет всего 0,25 и находится далеко за пределами достоверности.

Итоговым следствием депрессирующего влияния засухи является общее снижение продуктивной работы листового аппарата. В августе чистая продуктивность фотосинтеза выражена величиной с отрицательным знаком.

Орошение смягчает депрессирующее влияние высокой температуры. Ассимиляционная деятельность и уровень дыхания заметно возрастают (рис. 1 и 2); прекращается преобладание гидролитического распада, усиливается синтез сахарозы, гемицеллюлоз и растения восстанавливают способность к защитным реакциям. Возобновляется продуктивный синтез органического вещества, повышается биологическая продуктивность. По мере нарастания напряженности засухи различия в биологической продуктивности систематически орошаемой (небольшими нормами) и неорошаемой земляники делаются все более существенными. Орошаемая земляника (первый год плодоношения) имеет в 1,5 раза больший урожай. К концу вегетации накопление органической массы маточным кустом и сформировавшимся усами почти в три раза превышает синтез органического вещества у неорошаемых кустов. Вес сухого вещества одного орошаемого куста составляет 53 г против 10 г без орошения.

Резюме

В основе устойчивости растения лежит способность к быстрой перестройке элементов клетки с изменением уровня и направления биохимических процессов. Изменение свойств протоплазмы и, в первую очередь, белковых мицелл под влиянием обезвоживающих факторов сопряжено с изменением подвижности молекул воды в живой клетке, связанной с белковыми и другими структурами. Новый уровень водного режима изменяет, в свою очередь, функциональную деятельность этих структур. Неустойчивое равновесие водного баланса, снижение фотосинтетической активности хлоропластов, ингибирование дыхания и потеря стойкости коллоидными системами под влиянием засухи влекут за собой общее снижение биологической продуктивности растения.

Динамичность регуляторной способности и диапазон возможных ее изменений определяют степень устойчивости растений. Обнаруживаемая интегральность свойства растений менять под влиянием неблагоприятных факторов подвижность молекул воды и ограничивать ее отдачу позволяет опираться на него при анализе направления приспособительного метаболизма и сравнительной оценке устойчивости растительных организмов.

ЛИТЕРАТУРА

- Генкель П. А. Устойчивость растений к засухе и пути ее повышения. Изд. АН СССР, М., 1946.
- Генкель П. А. Современное состояние проблемы засухоустойчивости растений и дальнейшие пути ее изучения. Сб. Физиология устойчивости растений. Изд. АН СССР, М., 1960.
- Гриненко В. В. О способах регулирования водного режима растениями в связи с их устойчивостью к засухе. Сб. Водный режим растений в связи с обменом веществ и продуктивностью. Изд. АН СССР, 1963.
- Курсанов А. Л., Вартапетян Б. Б. Обмен воды тканей растения с жидкой и парообразной водой наружной среды. Физиология растений, т. 8, в. 5, 1961.
- Лебедев Г. В., Сабинина Е. Д., Чучкин В. Г. Состояние воды в растительной клетке. Подвижность коллоидов и кристаллически связанной воды. Физиология растений, т. 10, в. 1, 1963.
- Максимов Н. А. Избранные работы по засухоустойчивости растений, т. 1, изд. АН СССР, М., 1952.
- Овчинников П. Н. О типологии расчленений травянистой растительности Таджикистана. Сообщения ТФ АН Тадж. ССР, 1948.
- Самуилов Ф. Д., Ефремов Ю. Я. Изучение водного обмена растений с помощью тяжелой воды (D_2O). Физиология растений, т. 9, в. 4, 1962.
- Туманов И. И. Современное состояние и очередные задачи физиологии зимостойкости растений. Сб. Физиология устойчивости растений. Изд. АН СССР, 1960.

ВОДООБМЕН ДЕРЕВЬЕВ И КУСТАРНИКОВ В ЖЕСТКИХ УСЛОВИЯХ ВОДНОГО РЕЖИМА СТЕПНОЙ ЗОНЫ УКРАИНЫ

В. И. Образцова

Днепропетровский госуниверситет

Растительность степной полосы Украины в течение вегетационного периода испытывает влияние жестких погодных условий, прежде всего недостаточного водоснабжения и высоких температур воздуха и почвы. Поэтому высокопродуктивными в этих условиях могут быть только засухоустойчивые растения. Засухоустойчивость травянистых растений довольно широко ос-

вещена в работах Максимова (1952), Генкеля (1946), Васильева (1928) и др. исследователей. Относительно древесных пород этот вопрос разработан значительно слабее.

Изучение водного режима древесной растительности в лесных насаждениях проведено Ивановым с сотрудниками (1952) в Деркульской степи и Теллермановском лесничестве. Отдельные вопросы разработаны Дворецкой (1954) для Камышинска, Матвеевым (1953) для Таджикистана, Гулишавили (1938) для Апшерона, и совсем мало уделено внимания засушливой степной полосе Украины.

В большинстве работ по засухоустойчивости затрагивается не весь комплекс физиологических показателей, определяющих засухоустойчивость растений, — внимание уделено водообмену или устойчивости тканей к перегреву.

В наших исследованиях мы поставили целью изучить физиологические особенности засухоустойчивости древесных пород степной полосы Украины, определяющие устойчивость их к обезвоживанию и высоким температурам.

Работа проводилась на протяжении последних десяти лет в Днепропетровском Ботаническом саду и лесных массивах степной зоны Украины.

В настоящей работе излагаются материалы по изучению водообмена у следующих пород: 1) дуб черешчатый, разновидность рано распускающаяся (*Quercus robur* L. var. *praecox* Czern), 2) дуб черешчатый, разновидность поздно распускающаяся (*Quercus robur* L. var. *tardiflora* Czern); 3) ясень обыкновенный (*Fraxinus excelsior* L.); 4) ясень зеленый (*Fraxinus viridis* Michx.); 5) ясень пушистый (*Fraxinus pubescens* Marsch); 6) клен ясенелистный (*Acer negundo* L.); 7) клен остролистный (*Acer platanoides* L.); 8) клен полевой (*Acer campestre* L.); 9) клен татарский (*Acer tataricum* L.); 10) клен явор (*Acer pseudoplatanus* L.); 11) гледичия (*Gleditschia triacanthos* L.); 12) гледичия, разновидность без колючек (*Gleditschia triacanthos* L. var. *inermis* D. C.); 13) акация белая (*Robinia pseudoacacia* L.); 14) лох узколистный (*Elaeagnus angustifolia* L.).

В основу определения водного режима положено изучение транспирации, содержания воды в листьях, состояния устьиц, водного дефицита.

Интенсивность транспирации определялась методом быстрого взвешивания Иванова и сотр. (1950). Содержание воды — высушиванием листьев при 105° до постоянного веса. Водный дефицит определялся методом Литвинова (1951), состояние устьиц — методом отпечатков Молотковского (1935).

Определения проводились в самые жаркие месяцы — июль, август. Все названные показатели водообмена определялись одновременно на протяжении 12 часов (с 7 часов до 19 часов с

интервалами через каждые 2 часа). Листья брались с деревьев одного возраста (20—24 лет) с южной стороны кроны, со средней ее зоны.

Интенсивность транспирации

Дуб. Дневной ход транспирации у дуба позднего представлен двумя максимумами: в 9 час. и 15 час. У дуба раннего наивысшая точка приходится на 9 час. утра, затем кривая постепенно падает до 15 час. и до 19 час. удерживается примерно на одном уровне (рис. 1).

Ясень. Дневной ход транспирации представлен двухвершинной кривой с первым максимумом в 9 час. утра для обыкновенного и зеленого ясеней и в 11 час. для пушистого. Второй максимум — в 15 часов.

Таким образом, наиболее короткий период ослабления дневной транспирации у ясеня пушистого. В абсолютных цифрах ясени, особенно пушистый, теряют намного больше воды, чем другие изученные породы.

Клен. Понижение активности транспирации в полуденные часы наблюдается и у кленов, однако в различной степени у разных видов. Наиболее резко это проявляется у клена остролистного и ясенелистного. У первого снижение активности транспирации охватывает длительный период с 7 час. до 19 час. У ясенелистного период спада несколько меньше, с 11 час. до 17 час., т. е. кривая дневного хода транспирации также двухвершинная, но с максимумами в 11 час. и 17 час. У явора максимум в 11 час., а во все последующие часы активность постепенно снижается, т. е. кривая имеет одновершинный характер. У клена полевого период ослабления транспирации еще короче, с 11 час. до 15 час., но зато количество теряемой воды значительно меньше, чем у вышеназванных видов.

Наиболее активная отдача воды наблюдается у клена татарского, у которого транспирация представлена трехвершинной кривой с наивысшими точками в 9 час., 13 час. и 17 час. Абсолютные количества транспирируемой воды здесь также значительны (рис. 2).

Гледичия. Дневной ход транспирации у этой породы представлен двухвершинной кривой с повышением в 11 час. и 15 час. Таким образом, в часы наибольшего напряжения метеорологических показателей отдача воды уменьшается. Однако ослабление транспирации охватывает не весь знойный период дня, так как в 15 час., особенно в жаркие дни, температура еще не снижается, а продолжает нарастать, достигая к этому времени дневного максимума. Характер дневного хода транспирации у гледичии с колючками и без колючек одинаковый, но количество транспирационной воды различно. Гледичия с колючками

расходует воду значительно экономнее в засушливые годы, в то время как при достаточном увлажнении этот процесс у нее происходит активнее, чем у формы без колючек.

У гледичии в борьбе за сохранение влаги выработалось другое своеобразное приспособление. Особенно в жаркие летние дни, начиная с 11 час. дня и примерно до 17 час., мелкие ли-

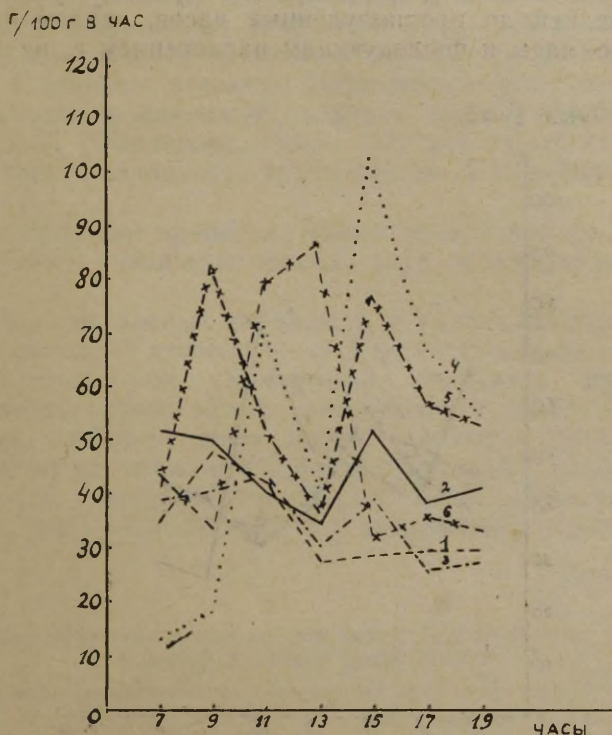


Рис. 1. Дневной ход транспирации у древесных пород. 1 — дуб ранний; 2 — дуб поздний; 3 — гледичия с колючками; 4 — гледичия без колючек; 5 — акация белая; 6 — лох узколистый.

сточки, расположенные супротивно друг к другу от главного черешка листа, сближаются верхними поверхностями и этим значительно уменьшают поверхность испарения (рис. 1).

Акация белая. Дневной ход транспирации здесь представлен двухвершинной кривой с повышением в 9 час. и 15 час. Этим достигается минимальный расход воды в полуденные часы дня.

Лох узколистый отличается относительно высокой транспирацией. Дневной ход транспирации у него представлен двухвершинной кривой с максимумом в 11 час. и 13 час., и только в

предполуденные и послеполуденные часы отдача воды значительно уменьшается.

Изучение транспирации у отдельных древесных и кустарниковых пород показало наличие характерных особенностей в ходе этого процесса.

Для большинства пород, особенно в годы с сухим и жарким летом, дневной ход транспирации характеризуется нарастанием последней до предполуденных часов, спадом в полуденные жаркие часы и последующим нарастанием в послеполуден-

г/100г в час

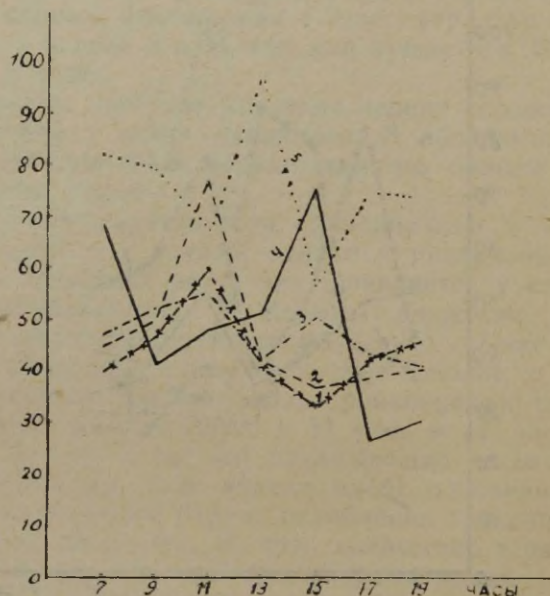


Рис. 2. Дневной ход транспирации у кленов.
1 — ясенелистный; 2 — явор; 3 — полевой; 4 — остролистный; 5 — татарский.

ные часы. Вследствие этого в период наибольшего нарастания напряжения метеорологических условий отдача воды значительно снижается. Поэтому дневной ход транспирации для большинства пород представлен двухвершинной кривой.

Второй максимум транспирации, надо полагать, происходит за счет ослабления транспирации в предшествующие часы, что вызывает некоторое накопление воды в тканях, следствием чего является усиление транспирации.

В сухие и жаркие годы одновременно с полуденным ослабле-

нием транспирации наблюдается и общее уменьшение количества теряемой воды.

Указанные особенности хода транспирации являются физиологическими приспособлениями растений, направленными на удержание влаги в растении для обеспечения нормального произрастания их в условиях ограниченного водоснабжения степного засушливого климата.

Нам представляется, что указанные приспособления отдельных пород в направлении удержания влаги могут быть одним из многих показателей засухоустойчивости растений, произрастающих в степном климате. Изучению летней транспирации предшествовали наблюдения за ходом зимней транспирации у тех же пород (Образцова, 1956). Поэтому представляло интерес сопоставить активность транспирации в холодное и жаркое время года.

Сопоставляя эти процессы, можно видеть, что по активности транспирации в различные периоды года древесные породы различаются.

Как видно из данных таблицы 1, у различных пород наблюдается в различной степени защита от потери воды зимой и летом. Например, лох узколистный, отличаясь значительной транспирацией летом, зимой транспирирует слабо. Гледичия с колючками, наоборот, зимой довольно активно тратит воду, летом значительно экономнее. Наряду с такими породами имеются породы, у которых этот процесс более выравнен. К таким относятся: клен остролистный и ясенелистный, ясень пушистый

Т а б л и ц а 1

Распределение древесных пород по группам в зависимости от интенсивности зимней и летней транспирации

Значительная летом и зимой	Слабая летом и зимой	Слабая летом, значительная зи- мой	Значительная летом, слабая зи- мой
1. Ясень пуши- стый	1. Клен остро- листный	1. Ясень обыкно- венный (летом средняя)	1. Акация белая
2. Ясень зеленый	2. Клен ясене- листный	2. Клен полевой	2. Лох узколист- ный
3. Клен татарский	3. Дуб ранний	3. Дуб поздний	3. Гледичия без колючек (летом средняя)
		3. Гледичия с ко- лючками (зи- мой средняя)	4. Клен явор (ле- том средняя)

и зеленый. У первых на протяжении всех сезонов более экономный расход воды, у ясеней, наоборот, значительная активность транспирации на протяжении года.

Содержание воды, водный дефицит и состояние устьиц

Наблюдения за оводненностью листьев в течение дня у различных древесных пород показали относительную дневную устойчивость в содержании воды. Уменьшение воды в почве, усиление метеорологических показателей в летние жаркие дни не вызывали значительного изменения оводненности листьев.

Так, у клена остролистного, явора и клена ясенелистного, дуба раннего и позднего, гледичии дневные колебания наблюдались в пределах 3—4%, у клена татарского, полевого, ясеней пушистого, обыкновенного, зеленого, акации белой до 5% и несколько выше.

Характер дневных колебаний неравномерный, у клена татарского, ясенелистного и явора, дуба раннего, гледичии он представлен в виде определенного снижения содержания воды в полуденные часы по сравнению с утренними и вечерними. У остальных пород в течение дня наблюдается перемежающееся снижение и повышение оводненности листьев.

Ухудшение почвенного водоснабжения не вызывает значительного водного дефицита в листьях.

В засушливые годы у дуба раннего водный дефицит не превышал 4,5%, лоха — 3,5%, гледичии — 3,13% и лишь у ясеня пушистого, клена татарского водный дефицит доходил до 10—12%.

Как показали наши исследования, в сухую жаркую погоду летний водный дефицит в 14 час. у большинства пород не превышает 5—9%.

Изучение водного дефицита показало, что в листьях различных пород насыщение тканей листа водой наступает при различной степени оводненности. Для тех пород, где полное насыщение наступает при сравнительно небольшой оводненности, незначительное уменьшение содержания воды в листьях не вызывает столь существенного водного дефицита. И, наоборот, породы, требующие для полного насыщения значительных количеств воды, на снижение содержания воды реагируют сильнее, создавая более глубокий водный дефицит. Это вполне согласуется с положением о том, что нарушение водного баланса у растений легче происходит при большем водоснабжении растений.

Следует отметить, что изучаемые породы весьма различны по абсолютному содержанию воды. Так, к породам, у которых содержание воды 70% и выше, можно отнести: лох, ясень пу-

шистый, клен ясенелистный, акацию белую; ниже 70% — гледичия, клен татарский и полевой, ясень зеленый; менее 60% у клена остролистного, дуба раннего и позднего.

Наблюдения за дневным колебанием содержания воды в листьях у пород, различных по оводненности, показали, что в сухие жаркие периоды у пород с высоким содержанием воды дневные колебания значительно более резкие, чем у пород с относительно меньшим количеством воды (клен остролистный, дуб ранний и поздний).

Изучая в течение дня одновременно содержание воды в листьях и интенсивность транспирации, можно было видеть различную зависимость между этими процессами для разных пород.

При большей оводненности листьев проявляется обратная зависимость, а именно при усилении транспирации уменьшается содержание воды и, наоборот, при ослаблении транспирации увеличивается количество воды.

Породы, имеющие небольшое количество воды в листьях, обнаруживают прямую зависимость, т. е. с усилением транспирации количество воды мало изменяется или даже увеличивается.

Изучение летней дневной транспирации показало, что такие породы, как ясень пушистый, лох, акация, отличаясь несколько повышенной транспирацией, в то же время имеют более оводненные листья (70% и выше).

Клен остролистный, дуб ранний и поздний транспирируют относительно слабее, содержание воды у них меньше (60% и ниже).

Поэтому надо полагать, что активность транспирации находится в определенной зависимости от содержания воды в листе. Породы с более оводненными тканями листа транспирируют сильнее, с менее оводненными — слабее.

Наблюдения за динамикой дневного содержания воды в листьях, ходом транспирации и водным дефицитом показывают значительную устойчивость древесных пород в поддержании водного баланса на определенном оптимальном уровне. Водный баланс древесных пород значительно более устойчив, чем у травянистых растений. Это объясняется наличием у древесных растений больших резервных запасов воды в стволе, ветвях, побегах. При потере листом даже небольших количеств воды, они пополняются сначала за счет притока из побегов, затем ветвей и ствола.

Скорость пополнения воды у различных пород различна; надо полагать, что она определяется прежде всего коллоидно-осмотическими свойствами клеток породы и физико-химическими свойствами почвы.

Наблюдения за дневным ходом устьичного аппарата показывают, что при оптимальных метеорологических условиях степень открытия устьиц у отдельных пород довольно значительная. Наиболее широко раскрыты устьица у ясеня (2,3—3,5 μ), менее у кленов, дуба (1,6—2,3 μ). При усилении метеорологических показателей эта разница между отдельными породами сглаживается и для исследованных пород устьица открыты в пределах 1,5—2 μ .

Рассматривая динамику устьиц в течение летнего дня, можно видеть, что в 7 час. утра устьица открыты незначительно, примерно до 11—13 час. зияние устьиц увеличивается и с 13 час. у большинства пород степень открытости устьиц уменьшается, а с 15 час. вновь увеличивается. Полное закрытие устьиц мы наблюдали только у гледичии в 13 час., когда обычно супротивные листочки сближались. Для остальных пород устьица всегда были открыты в меньшей или большей степени.

Сопоставление дневной динамики устьиц с ходом транспирации показывает, что для большинства изученных пород динамика устьиц не совпадает с активностью транспирации.

Однако такое несоответствие между устьичным аппаратом и транспирацией наблюдается не у всех пород. Некоторые породы, как клен остролистный, ясенелистный, татарский и лох узколистный показывают полное соответствие между состоянием устьиц и ходом транспирации. А именно, интенсивность транспирации пропорциональна степени зияния устьиц. Таким образом, для этих пород можно говорить о регулирующей роли устьиц в ходе транспирации.

Что касается остальных пород, то здесь, как отмечает и Максимов (1952), полуденное снижение транспирации объясняется не столько прикрытием устьиц, сколько внеустьичным регулированием транспирации.

Надо полагать, что внеустьичное регулирование транспирации в значительной степени обусловлено определенными коллоидно-осмотическими свойствами клетки: прежде всего, вязкостью протоплазмы, содержанием коллоидно-связанной воды, осмотическим давлением и другими показателями.

Очевидно, у пород с более высокими коллоидно-осмотическими показателями, обуславливающими более прочное удержание воды в клетках, устьицам в регулировании транспирации принадлежит подчиненная роль.

И, наоборот, у пород с относительно низкими коллоидно-осмотическими свойствами, у которых отдача воды происходит значительно легче, регулирующая роль устьиц в процессе транспирации проявляется значительно сильнее.

Выводы

Изучение водообмена у древесных и кустарниковых пород степной зоны Украины дает возможность отметить следующие особенности этого процесса:

1. Дневной ход летней транспирации для большинства пород характеризуется ослаблением ее в наиболее жаркие полуденные часы. Период спада транспирации неодинаков для различных пород.

2. Одновременно с полуденным ослаблением транспирации наблюдается и общее уменьшение количества теряемой воды.

3. Дневное содержание воды в листьях летом отличается значительной устойчивостью. Колебания в отдельные часы дня тем больше, чем более оводнены листья.

4. Взаимосвязь между содержанием воды и транспирацией определяется степенью оводненности листьев. При содержании воды в листьях в количестве 70% и выше наблюдается обратная зависимость, при более низкой оводненности с усилением транспирации количество воды мало изменяется или даже увеличивается.

5. Сопоставление дневной динамики устьиц с ходом транспирации показало, что по этому признаку породы можно разделить на 2 группы; 1) породы, у которых состояние устьиц не совпадает с активностью транспирации, и 2) породы с полным соответствием между состоянием устьиц и ходом транспирации. Для первой группы ведущая роль принадлежит внеустьичному регулированию транспирации, для второй группы — регулирующую роль в ходе транспирации выполняют устьица.

ЛИТЕРАТУРА

- Васильев И. М. Суточный ход транспирации у пшеницы. Журн. Русского Ботанического Общества, т. XIII, № 1—2, 1928.
- Генкель П. А. Устойчивость растений к засухе и пути ее повышения. 1946.
- Гулисашвили В. З. К вопросу о засухоустойчивости древесных и кустарниковых пород. Тр. Тбилисского БИН'а, т. 3, 1938.
- Дворецкая Е. И. Некоторые особенности водного режима и углеродного обмена древесной и кустарниковой растительности в условиях темно-каштановой зоны почв. Тр. Ин-та физиологии растений им. К. А. Тимирязева, т. 7, вып. 2, 1951.
- Иванов Л. А., Силина А. А., Цельникер Ю. Л. О методе быстрого взвешивания для определения транспирации. Ботанический журнал, № 2, 1950.
- Иванов Л. А., Силина А. А., Цельникер Ю. Л. О транспирации полззщитных пород в условиях Деркульской степи. Ботанический журнал, т. 37, № 2, 1952.
- Литвинов Л. С. О почвенной засухе и устойчивости к ней растений. 1951.

- Максимов Н. А. Избранные работы по засухоустойчивости и зимостойкости растений, т. 1, 1952.
- Матвеев М. И. Водный режим некоторых древесных растений горного Таджикистана. Тр. Таджикской АН, т. X, 1953.
- Молотковский Г. X. Изучение устьиц методом отпечатков. ДАН СССР, т. 80, № 3, 1935.
- Образцова В. И. Зимняя транспирация деревьев и кустарников в условиях степной зоны Украины. Физиология растений, т. 3, вып. 5, 1956.

ФИЗИОЛОГИЧЕСКИЕ ИССЛЕДОВАНИЯ ВЛИЯНИЯ 2,4-Д НА ЗЛАКОВЫЕ И ДРУГИЕ ВЫСШИЕ РАСТЕНИЯ

Л. И. Сергеев, Р. Б. Полякова

Институт биологии Башкирского госуниверситета

Гербициды группы 2,4-Д отличаются большой физиологической активностью и в настоящее время являются наиболее распространенными противосорняковыми препаратами. Изучение биохимического «механизма» их влияния на протоплазму клеток высших растений представляет большой научный и практический интерес.

Исследования, проведенные с митохондриями из клеток высших растений, послужили основанием для гипотезы, согласно которой 2,4-Д в гербицидных дозах вызывает разобщение окисления и фосфорилирования в дыхательной цепи (Хубутия, 1959 и др.). Они, кроме того, показали, что гербицидные дозы 2,4-Д резко снижают уровень синтеза белковых и других веществ. Определения содержания белкового азота в проростках растений (табл. 1), выращенных на субстратах, в которые вводились гербицидные дозы 2,4-Д, подтверждают последнее (Сергеев и др., 1961). Обращаясь к данным таблицы 1, следует отметить, что показатель «содержание белкового азота в %» не всегда дает представление об уровне синтеза белковых веществ. Это объясняется тем, что у чувствительных к 2,4-Д растений (например, гороха) происходит повышение интенсивности дыхания и значительное снижение содержания углеводов. В связи с этим возникла необходимость определения количества белкового вещества в расчете на биологическую единицу (в данном случае, на 1 проросток).

Реакция злакового растения (кукурузы) на 2,4-Д отличается от реакции двудольного (гороха). Это различие проявляется в величине депрессии ростовых процессов и снижении уровня синтеза белковых веществ.

О разобщении окисления и фосфорилирования в дыхательной цепи клеток растений под влиянием 2,4-Д свидетельствуют и результаты гистохимических определений активности дыха-

Таблица 1

Длина надземной части и содержание белкового азота у 10-дневных проростков, выращенных на субстрате с различными дозами 2,4-Д

Варианты опыта	Кукуруза			Горох		
	Длина проростков (см)	Белк. азот		Длина проростков (см)	Белк. азот	
		%	мг на 1 растение		%	мг на 1 растение
1. Контроль	$10,6 \pm 0,7$	4,9	1,2	$11,5 \pm 0,7$	4,7	2,4
2. 0,1 мг 2,4-Д на кювету	$9,2 \pm 0,7$	3,2	0,8	$0,6 \pm 0,1$	1,9	0,6
3. 0,5 " " "	$8,7 \pm 0,3$	4,3	1,1	$0,6 \pm 0,1$	5,8	0,7
4. 1,0 " " "	$6,8 \pm 0,3$	3,3	0,9	$0,5 \pm 0,1$	6,2	0,9

тельных ферментов. Эти исследования показали, что активность цитохромоксидазы в тканях растений под влиянием 2,4-Д снижается, а активность полифенолоксидазы и пероксидазы возрастает. Известно (Скулачев, 1962), что окислительное фосфорилирование осуществляется внутри митохондрий, в которых локализована цитохромоксидаза. Весьма вероятно, что полифенолоксидаза и пероксидаза играют важную роль в детоксикации 2,4-Д.

В связи с теми изменениями, которые наступают в дыхательном аппарате растений под влиянием 2,4-Д, большой интерес представляли опыты и с другими физиологически активными веществами.

Известно, что динитрофенол (ДНФ) относится к числу активных «разобщителей». Мы полагаем, что введение его в субстрат даст эффект, аналогичный действию 2,4-Д. При совместном же действии этих веществ, согласно существующим гипотезам, должен был проявляться синергизм. Раствор ДНФ любезно передал нам проф. К. Т. Сухоруков. Опыт проводился морфо-физиологическим методом (табл. 2).

Данные таблицы 2 показывают, что ДНФ не является синергистом 2,4-Д. У проростков двухдольных растений ДНФ (10^{-4} М) стимулирует рост. Возможно, что это результат повышения активности АТФ-азы (Скулачев, 1962), следовательно, и более интенсивного использования энергии пирогосфатных связей АТФ. Реакция проростков злакового растения (кукурузы) и проростков двудольных растений на ДНФ оказалась различной.

Следующий опыт был проведен со свежим раствором АТФ из медицинских ампул. Результаты приведены в таблице 3. Данные таблицы 3 свидетельствуют о том, что добавление АТФ к раствору 2,4-Д не только не снимает ее токсического действия,

Т а б л и ц а 2

Влияние 2,4-Д ($6 \cdot 10^{-6}$ М), ДНФ (10^{-4} М) и их смесей на физиологические особенности и рост проростков растений

Варианты опыта	Кукуруза				Горох				Подсолнечник			
	Длина (см)				Длина (см)				Длина (см)			
	надземной части	корней			надземной части	корней			надземной части	корней		
1. Контроль	5,0	9,6	25	5,3	11,6	3,9	75	3,0	6,3	4,9	22	3,1
2. 2,4-Д	4,1	3,2	38	4,6	0,8	0,7	9	5,4	1,9	0,9	17	3,0
3. 2,4-Д + ДНФ	6,0	3,1	56	3,1	0,9	0,7	0	7,8	2,3	1,1	11	4,3
4. ДНФ	4,4	8,6	44	5,3	17,6	6,6	77	3,3	10,1	6,6	30	3,3

Примечание: Водоудерживающая способность выражена количеством остающейся в растениях воды после 24-часового подсушивания в % от первоначального содержания; интенсивность дыхания приводится в мг CO_2 на 1 г сухого веса в час.

но в большинстве случаев (по 3 растениям из 4-х) усиливает нарушение обмена веществ и морфогенеза. Раствор АТФ показал вполне заметную стимуляцию только на проростках гороха. Очевидно, благоприятное влияние АТФ на синтез белков и рост растений связано с определенным соотношением ряда других биохимических факторов (рис. 1).

Данные таблицы 3 подтверждены результатами измерения биоэлектрических потенциалов действия через 5 минут после раздражения постоянным электрическим током 1,5 вольт в течение 5 сек. у проростков из указанных вариантов опыта. Измерение биоэлектрических потенциалов проводилось с помощью осциллографа ЭО—7 и хлорсеребряных электродов. Оказалось, что раздражимость протоплазмы клеток проростков кукурузы, гороха и сахарной свеклы под влиянием 2,4-Д резко снижается. Еще ниже она у проростков в варианте опыта 2,4-Д + АТФ. В варианте опыта с АТФ раздражимость протоплазмы клеток проростков приближается к аналогичным показателям контрольных растений.

В дальнейшем мы провели специальный опыт по влиянию различных физиологически активных веществ на раздражимость проростков, которую выражали отношением биопотенциала действия к биопотенциалу покоя (табл. 4).

Влияние 2,4-Д ($6 \cdot 10^{-6}$ М), АТФ ($9 \cdot 10^{-4}$ М) и их смесей на физиологиче-

Варианты опыта	кукуруза			горох			подсолнечник			сахарная свекла			
	надземной части	корней	водоудержив. способность	надземной части	корней	водоудержив. способность	надземной части	корней	водоудержив. способность	надземной части	корней	водоудержив. способность	интенсивность дыхания
1. Контроль	7,9	17,4	63	21,9	71	5,0	11,2	39	1,6	6,4	3,0	10	15,8
2. 2,4-Д	6,4	3,0	66	1,4	15	12,6	2,5	12	1,7	2,6	0,2	3	18,6
3. 2,4-Д + АТФ	5,8	2,7	58	1,0	0,7	16,2	2,1	14	1,5	3,0	0,3	2	4,4
4. АТФ	7,6	9,9	68	25,0	6,1	4,1	11,3	32	1,9	6,2	3,4	20	16,2

Влияние 2,4-Д ($6 \cdot 10^{-6}$ М), АТФ ($9 \cdot 10^{-4}$ М) и ДНФ (10^{-4} М) на интен-

Варианты опыта	кукуруза				горох				подсолнечник			
	интенсивность дыхания	надземной части	корней	раздражи-мость	интенсивность дыхания	надземной части	корней	раздражи-мость	интенсивность дыхания	надземной части	корней	раздражи-мость
1. Контроль	2,9	18,7	17,4	1,23	3,2	24,5	14,0	1,01	3,7	11,5	7,7	0,81
2. 24-Д	3,4	15,8	4,2	1,36	4,7	1,5	0,8	1,20	3,4	2,7	0,7	0,65
3. АТФ	3,2	17,9	18,4	1,71	3,6	25,2	15,5	1,43	3,3	11,7	7,3	0,91
4. ДНФ	4,0	14,3	15,3	1,07	3,7	26,5	14,4	1,92	3,3	12,9	7,2	0,84

Из таблицы 4 следует, что раздражимость проростков связана (прямая зависимость) с интенсивностью дыхания и активностью ростовых процессов. Эта зависимость в отдельных случаях носит сложный характер.

Кроме этих опытов, мы провели опыт (совместно с Г. Е. Рад-

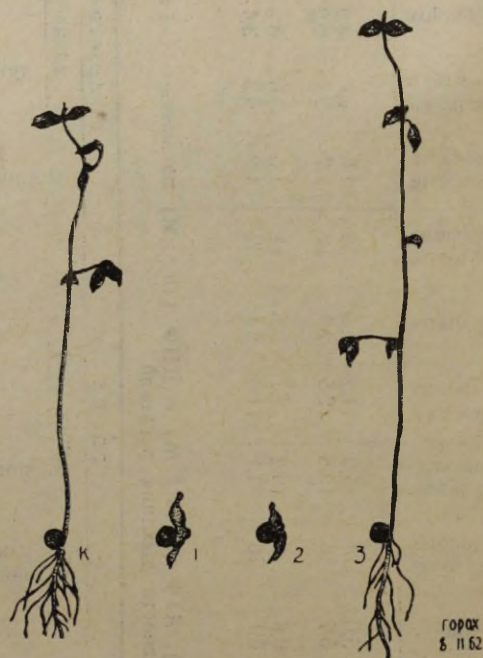


Рис. 1. Проростки гороха, полученные при проращивании семян на дистиллированной воде (K), растворе 2,4-Д (1), смеси 2,4-Д + АТФ (2) и растворе АТФ (3).

цевой) с гибберелловой кислотой отечественного производства (табл. 5).

Данные таблицы 5 показывают, что гибберелловая кислота снижает токсическое действие 2,4-Д и стимулирует рост надземной части проростков кукурузы. Под влиянием гибберелловой кислоты происходит изменение соотношения надземной части и корней проростков.

Таким образом, данные исследований показывают, что световое влияние 2,4-Д на протоплазму клеток растений только к разобщению окисления и фосфорилирования в дыхательной цепи не представляется возможным.

Биохимический «механизм» токсического действия 2,4-Д на

Таблица 5

Влияние 2,4-Д ($1,7 \cdot 10^{-5}$ М) и гибберелловой кислоты (10^{-4} М) на физиологические особенности и рост проростков растений

Варианты опыта	кукуруза				подсолнечник		
	длина (см)		водоудерживающая способность	интенсивность дыхания	длина (см)		водоудерживающая способность
	надземной части	корней			надземной части	корни	
1. Контроль	9,5	21,0	69	2,8	10,3	7,9	60
2. 2,4-Д	7,8	2,1	68	2,8	1,9	0,3	13
3. 2,4-Д + гибберелловая кислота	12,3	2,3	69	3,3	2,1	0,7	31
4. Гибберелловая кислота	16,7	18,6	64	2,9	10,8	5,7	56

растения, очевидно, связан не только с воздействием на дыхательный аппарат. Можно предполагать, что не менее значительно ее влияние на биохимические факторы роста (Libbert, 1960; Lockhart, Weintraub, 1957).

До сих пор остается загадкой повышенная стойкость злаковых растений к 2,4-Д. Дальнейшие исследования должны приблизить нас к решению важных для практики растениеводства вопросов рационального подбора и использования гербицидов.

ЛИТЕРАТУРА

- Гунар И. И., Синюхин А. М. Электрофизиологическая характеристика раздражимости растений. Изв. ТСХА, 4, 1959.
- Сергеев Л. И., Мельников В. К., Сахнов Н. С., Яппаров Ф. Ш. Физиологические основы химической прополки кукурузы гербицидом 2,4-Д. Доклады и сообщения на межвузовской научной конференции по вопросам возделывания и использования кукурузы на Урале, вып. 1, Уфа, 1961.
- Скулачев В. П. Соотношение окисления и фосфорилирования в дыхательной цепи. Изд. АН СССР, 1962.
- Хубутя Р. А. Влияние 2,4-Д на процессы окислительного фосфорилирования. Агробиология, 1, 1959.
- Libbert E. Das indolessigsäurebildende Enzymsystem aus Erbsenpflanzen. Z. Bot., 48, № 4, 1960.
- Lockhart J. A., Weintraub R. L. Influence of 2,4-dichlorophenoxyacetic acid on auxin content of bean seedlings. Amer. J. Bot., 44, № 5, 1957.

ФИЗИОЛОГИЧЕСКИЕ ОСНОВЫ РАЦИОНАЛЬНОГО ИСПОЛЬЗОВАНИЯ ГЕРБИЦИДОВ ГРУППЫ 2,4-Д

Г. Е. Радцева

Институт биологии Башкирского государственного университета

Учитывая имеющиеся данные о применении гербицидов и результаты исследований влияния их на сорные и культурные растения (Гунар, Березовский, 1962; Земская, 1958; Ладонин, 1962; Малишаускене, 1962 и др.), нами под руководством проф. Л. И. Сергеева в 1962—1963 гг. проводились опыты по изучению влияния гербицидов группы 2,4-Д (натриевая соль, бутиловый эфир, аминосоль) на злаковые и двудольные растения в зависимости от сроков опрыскивания.

Опыты проводились на посевах кукурузы 'Воронежская 76' в трехкратной повторности; размер делянки 200 м². Опрыскивали гербицидами в три срока: в 1962 году в фазе 3-х, 6-ти и 10-ти листьев, в 1963 году — в фазу 2-х, 5-ти и 9-ти листьев. Доза натриевой соли 2,4-Д была 1 кг, бутилового эфира 2,4-Д — 0,5 кг и аминной соли 2,4-Д — 0,75 кг действующего вещества в 300 литрах воды на 1 га. На 2—5-ый день после опрыскивания в листьях кукурузы и сорняков определяли интенсивность фотосинтеза, содержание хлорофилла, интенсивность дыхания по углекислоте и кислороду, активность окислительных ферментов (полифенолоксидазы, пероксидазы, каталазы, аскорбиноксидазы), количество восстановленной аскорбиновой кислоты, а также окислительную способность тканей. Определение этих показателей повторяли через каждые 15—20 дней. Посев и сроки опрыскивания в 1962 и 1963 годах по календарным датам почти совпадали. Однако в 1963 году всходы кукурузы были повреждены заморозками. Кроме того, весна 1963 года отличалась продолжительной засушливой погодой и сорняки появлялись поздно. В силу указанных причин результаты опытов 1962 и 1963 годов имели свои особенности.

Кроме физиологических исследований, проводились наблюдения за морфологическими изменениями кукурузы и сорняков. Двудольные сорняки (ширица, марь белая, шандра, вьюнок полевой и др.), обработанные гербицидами в ранние фазы развития, погибали на 10—15 день после опрыскивания. У ширицы, в случае ее отрастания после обработки гербицидами, репродуктивные органы отсутствуют или слабо развиты, а листья и черешки срастаются между собой. При поздних опрыскиваниях, когда сорняки уже имели репродуктивные органы, наблюдаются эпинастические изгибы верхушек, разрастание нижней части стебля, растрескивание коры. Сорняки скручиваются, полегают, но не погибают. Такое явление мы наблюдали в 1962 году после

3-го срока опрыскивания. При поздней обработке кукурузы в 1963 году (фаза 9 листьев) сорняки были еще молодыми и почти полностью погибли.

Растения кукурузы в 1962 году после обработки в фазу 3-х листьев не имели внешних повреждений, но через 1—1,5 месяца узловые корни их в отличие от контрольных оказались сросшимися между собой и сильно развитыми. После обработки кукурузы в фазу 6-ти листьев у отдельных растений появлялись «луковые» листья. Корни их имели уродливую форму, но в целом растения развивались быстрее контрольных. Кукуруза, обработанная в фазу 10-ти листьев, была сильно угнетена, а стебли и листья многих растений имели изгибы.

Весенние заморозки 1963 года ослабили устойчивость кукурузы к гербицидам, в силу чего при обработке кукурузы в фазу 2-х листьев на одних растениях можно было наблюдать изгибы стебля и листьев, у других — «луковые» листья, не исчезающие до конца вегетационного периода. «Луковые» листья особенно характерны для кукурузы с делянок, обработанных бутиловым эфиром 2,4-Д. Во второй половине лета эти делянки сильно заросли сорняками, так как ко времени обработки они еще не взошли и не подверглись действию гербицидов, что также не могло не отразиться на развитии растений. Второй срок опрыскивания не имел отличий от предыдущего года. При опрыскивании в фазу 9-ти листьев кукуруза в первое время имела несколько подавленный вид, однако в дальнейшем растения кукурузы развивались быстрее контрольных, так как посевы были чистыми от сорняков.

Нашими исследованиями установлено, что интенсивность фотосинтеза в листьях кукурузы и сорняков снижается на другой же день после обработки гербицидами (Радцева, Сергеев, 1962—1963). На 5-ый день после обработки натриевой солью 2,4-Д в листьях кукурузы интенсивность фотосинтеза была еще выше, чем в контроле. Через 20 дней после обработки гербицидами интенсивность фотосинтеза листьев кукурузы почти в 2 раза превышала ее в листьях контрольных растений. Даже при обработке растений в фазу 10-ти листьев (в 1962 г.) интенсивность фотосинтеза восстанавливалась сравнительно быстро и на 12-ый день в 2,7 раза превышала интенсивность фотосинтеза необработанных растений.

Содержание хлорофилла в листьях кукурузы на 2-ой день после обработки гербицидами во все сроки было значительно сниженным. (После обработки в фазу 2-х листьев натриевой солью 2,4-Д количество хлорофилла было равно 21,9 мг, бутиловым эфиром 2,4-Д — 20,6, аминосолеью 2,4-Д — 22,6 мг, в растениях кукурузы с контрольной делянки — 24,1 мг на 1 г сухого веса. В фазу 5-ти листьев соответственно 23,0, 22,6, 19,1 и 26,4 мг на 1 г сухого веса). При определении содержания

хлорофилла через 15—20 дней можно было отметить уже значительное повышение содержания хлорофилла в листьях обработанных растений. После опрыскивания в фазу 10-ти листьев (1962 год) содержание хлорофилла восстанавливается очень медленно и особенно после применения бутилового эфира 2,4-Д.

Содержание хлорофилла в листьях сорняков (выюнок полевой, ширица) на 2-ой день после обработки гербицидами повышается (в контроле листьев выюнка полевого 17,5 мг, после обработки натриевой солью 2,4-Д — 24,2 мг, бутиловым эфиром 2,4-Д — 21,4 мг, аминосолю 2,4-Д — 21,7 мг хлорофилла на 1 г сухого веса). То же отмечено на 8-ой день после обработки, и только в листьях мари белой можно отметить некоторое снижение содержания хлорофилла после обработки натриевой солью 2,4-Д и бутиловым эфиром 2,4-Д. Однако как те, так и другие сорняки погибают на 12—15 день после обработки.

Определение интенсивности дыхания проводилось нами по количеству поглощенного кислорода и выделенной углекислоты. Измерение этих показателей производили в аппарате Гольдана газометрическим методом, разработанным В. С. Радцевым и Г. Е. Радцевой (1963). На второй день после обработки кукурузы гербицидами в фазу 2-х листьев интенсивность дыхания в листьях кукурузы по кислороду и углекислоте повысилась (в контроле O_2 — 86,5 микромолей на 1 г/час, CO_2 — 79,4; после обработки натриевой солью 2,4-Д соответственно 97,2 и 88,4; бутиловым эфиром 2,4-Д — 98,7 и 89,8; аминосолю 2,4-Д — 105,9 и 95,1 микромолей на 1 г/час). Повышенная интенсивность дыхания растений кукурузы, обработанных в этот срок, по сравнению с контролем сохраняется до конца вегетации.

При опрыскивании кукурузы в фазу 5-ти листьев интенсивность дыхания на 2-ой день после опрыскивания уменьшается (в контрольных растениях O_2 — 83,2, CO_2 — 83,1 микромолей на 1 г/час; после обработки натриевой солью 2,4-Д соответственно — 67,0 и 66,7; бутиловым эфиром 2,4-Д — 82,0 и 79,1; аминосолю 2,4-Д 79,6 и 76,5 микромолей на 1 г/час). Впоследствии наблюдалось быстрое восстановление интенсивности дыхания. Через две недели после опрыскивания кукурузы натриевой солью 2,4-Д количество кислорода было равно 140,7, углекислоты — 132,7 микромолей на 1 г/час; бутиловым эфиром 2,4-Д соответственно 145,2 и 134; аминосолю 2,4-Д — 166,1 и 145,8 микромолей на 1 г/час, в то время как в листьях контрольных растений эти показатели были соответственно равны 119,0 и 108,8 микромолей на 1 г/час. Повышенная интенсивность дыхания у растений, обработанных гербицидами в фазу 5-ти листьев, сохранялась до конца вегетационного периода.

При опрыскивании кукурузы гербицидами в фазу 9-ти листьев интенсивность дыхания понижается (на контроле коли-

чество O_2 было равно 119,0, CO_2 — 108,8 микромолей на 1 г/час; после обработки натриевой солью 2,4-Д соответственно 99,9 и 87,8; бутиловым эфиром 2,4-Д — 102,4 и 93; аминосолю 2,4-Д — 103,8 и 90,9 микромолей на 1 г/час). Период подавления дыхания в этот срок обработки у кукурузы более продолжительный, и только при определении дыхания через 30 дней после обработки было отмечено повышение интенсивности дыхания.

На второй день после обработки посевов гербицидами в 1-ый срок опрыскивания интенсивность дыхания корнеопрыскowego сорняка — вьюнка полевого сильно увеличилась (в листьях вьюнка полевого с контрольной делянки O_2 — 80,3, CO_2 — 76,5; после обработки натриевой солью 2,4-Д соответственно 84,9 и 79,1; бутиловым эфиром 2,4-Д — 106,4 и 99,6; аминосолю 2,4-Д — 106,9 и 98,3). Увеличение интенсивности дыхания в листьях однолетних сорняков, щирицы и мари белой можно наблюдать и при опрыскивании посевов гербицидами во 2-ой срок (исключение представляют сорняки с делянок, опрыснутых натриевой солью 2,4-Д). В третий срок обработки гербицидами интенсивность дыхания однолетних двудольных сорняков, наоборот, уменьшалась.

Следует отметить, что при действии гербицидов на растения кукурузы дыхательный коэффициент их уменьшается, в то время как у двудольных сорняков — увеличивается. У корнеопрыскowego сорняка, вьюнка полевого, довольно устойчивого к гербицидам, дыхательный коэффициент изменяется так же, как и у кукурузы. По-видимому, у устойчивых к гербицидам растений специфичность дыхания после обработки их гербицидами выражается в большем увеличении потребления кислорода, чем выделения углекислоты, в то время как у растений, чувствительных к гербицидам, соотношение кислорода и углекислоты после обработки изменяется в сторону увеличения углекислоты (табл. 1).

Таблица 1

Изменение дыхательного коэффициента на 2-ой день после обработки гербицидами

Варианты опыта	Кукуруза			Вьюнок полевой	Щирица		Марь белая
	1-й срок обраб.	2-ой срок обраб.	3-ий срок обраб.	1-й срок обраб.	2-ой срок обраб.	1-й срок обраб.	3-ий срок обраб.
Контроль	0,92	1,00	0,91	0,95	0,88	0,85	0,86
Натриевая соль 2,4-Д	0,91	0,99	0,88	0,93	0,92	0,89	0,88
Бутиловый эфир 2,4-Д	0,91	0,96	0,90	0,94	0,92	0,88	0,87
Аминосолю 2,4-Д	0,90	0,96	0,87	0,92	0,90	0,85	0,90

В течение 1962—1963 годов было отмечено, что активность каталазы в листьях кукурузы после обработки в 1 и 2 сроки опрыскивания, за небольшим исключением, изменяется в соответствии с интенсивностью дыхания.

При обработке кукурузы гербицидами в 3-й срок опрыскивания этой зависимости не наблюдается. Так, в опытах 1963 года активность каталазы в листьях кукурузы после обработки гербицидами увеличивается, в то время как интенсивность дыхания продолжительное время остается пониженной. В 1962 году при обработке кукурузы гербицидами в этот срок наблюдалась обратная зависимость — интенсивность дыхания увеличивалась, а активность каталазы уменьшалась.

В листьях однолетних двудольных сорняков после обработки гербицидами в раннюю фазу развития (2-ой срок опрыскивания) интенсивность дыхания повышается, а активность каталазы снижается. После обработки гербицидами в поздние сроки (3-й срок опрыскивания) интенсивность дыхания в листьях сорняков понижается, а активность каталазы повышается.

Активность пероксидазы в листьях кукурузы после опрыскивания гербицидами во все три срока снижается. (После опрыскивания натриевой солью 2,4-Д в 1-й срок активность пероксидазы была равна 660, во 2-й срок — 1080, 3-й срок — 666; бутиловым эфиром 2,4-Д соответственно — 660, 810 и 636; аминокислотой 2,4-Д — 660, 720, 636; в контрольных растениях 780, 1100 и 720)*. Только к концу вегетационного периода отмечено повышение активности пероксидазы.

Активность полифенолоксидазы в листьях кукурузы после обработки в фазы 2-х и 9-ти листьев несколько повышается (на контроле — 570; после обработки в фазу 2-х листьев натриевой солью 2,4-Д — 585, бутиловым эфиром 2,4-Д — 630, аминокислотой 2,4-Д — 570), но через две недели после обработки было отмечено обратное явление, что и продолжалось до конца вегетационного периода. При опрыскивании кукурузы в фазу 5-ти листьев активность полифенолоксидазы уменьшалась на другой же день после обработки (в контроле 360; после обработки натриевой солью 2,4-Д — 150; бутиловым эфиром 2,4-Д — 180; аминокислотой 2,4-Д — 75). Пониженная активность полифенолоксидазы в листьях обработанных растений кукурузы продолжалась до конца вегетации.

Активность аскорбиноксидазы в листьях кукурузы после обработки гербицидами в фазу 2-х и 5-х листьев понижается (после обработки натриевой солью 2,4-Д в фазу 2-х листьев активность аскорбиноксидазы равна 7,1, бутиловым эфиром

* Активность пероксидазы и полифенолоксидазы измерялась количеством мл 0,01n иода, а аскорбиноксидазы — количеством мг аскорбиновой кислоты.

2,4-Д — 8,0, аминосолю 2,4-Д — 6,6, тогда как в контрольных делянках она равна 10,1, после обработки в фазу 5-ти листьев активность аскорбиноксидазы соответственно равна 39,3, 41,3, 37,3 и 42,3), что и продолжается до конца вегетации. При опрыскивании в фазу 9-ти листьев активность аскорбиноксидазы на короткое время повышается, но в дальнейшем также отмечается понижение ее активности.

В листьях вьюнка полевого активность аскорбиноксидазы после опрыскивания гербицидами понижается, кроме 3-го срока обработки. В листьях мари белой и щирицы активность аскорбиноксидазы, наоборот, повышается.

Содержание аскорбиновой кислоты и окислительная способность ткани в листьях кукурузы после обработки гербицидами ниже, чем в контроле (после обработки в фазу 2-х листьев натриевой солью 2,4-Д количество аскорбиновой кислоты было равно 18,1 мг%, бутиловым эфиром 2,4-Д 13,4 мг%, аминосолю 2,4-Д 11,9 мг%, в контроле — 18,4 мг%; окислительная способность ткани соответственно равна 13,9, 8,4, 7,5 и 15,1 мг%). Исключение представляет кукуруза, обработанная гербицидами в фазу 5-ти листьев, где количество аскорбиновой кислоты и окислительная способность вначале повышается, а затем становится ниже, чем в контроле.

В листьях сорняков содержание аскорбиновой кислоты и окислительная способность тканей после опрыскивания гербицидами сильно уменьшается. Однако в листьях мари белой окислительная способность ткани по сравнению с контролем во все сроки обработки увеличивается.

Заключение

Из данных исследований видно, что гербициды группы 2,4-Д по-разному влияют на морфо-физиологические показатели сорных и культурных растений. Это зависит от вида растения, фазы его развития и физиологического состояния в момент опрыскивания.

После обработки кукурузы гербицидами в оптимальные сроки в ее листьях наблюдается непродолжительная депрессия всех физиологических процессов (интенсивность фотосинтеза, содержание хлорофилла, интенсивность дыхания и активность окислительных ферментов). Период депрессии сменяется активным повышением интенсивности фотосинтеза, дыхания, активности некоторых ферментов и содержания хлорофилла.

В листьях сорняков после обработки гербицидами изменение физиологических процессов происходит иначе: нарушается соотношение между интенсивностью дыхания и активностью

ферментов; понижается интенсивность фотосинтеза, а содержание хлорофилла увеличивается и т. д.

Было установлено, что оптимальным сроком обработки кукурузы в 1962 году являлась фаза развития ее от 3-х до 6-ти листьев. При обработке гербицидами в фазу 3-х листьев кукуруза увеличила урожай зеленой массы после опрыскивания натриевой солью 2,4-Д на 100 ц/га, бутиловым эфиром 2,4-Д — на 146 ц/га; при опрыскивании натриевой солью 2,4-Д в фазу 6-и листьев — на 64 ц/га, бутиловым эфиром 2,4-Д на 75 ц/га по сравнению с контролем. При обработке кукурузы в фазу 10-ти листьев наблюдался продолжительный период депрессии всех физиологических процессов. Урожай зеленой массы кукурузы в этом варианте опыта увеличился после обработки натриевой солью 2,4-Д всего лишь на 3 ц/га, бутиловым эфиром 2,4-Д — на 17 ц/га.

В 1963 году обработка кукурузы в фазе 2-х листьев не дала должного эффекта вследствие ослабления растений весенними заморозками и сильной засоренности во второй половине лета (урожай зеленой массы кукурузы увеличился после обработки натриевой солью 2,4-Д на 43,7 ц/га, бутиловым эфиром 2,4-Д — на 23,3 ц/га, аминосолю 2,4-Д — на 63,3 ц/га). Оптимальным сроком обработки гербицидами в этом году оказалась фаза 5-ти листьев (урожай зеленой массы кукурузы увеличился после обработки натриевой солью 2,4-Д на 94,2, бутиловым эфиром 2,4-Д — на 117,7, аминосолю 2,4-Д — на 105,7 ц/га). Кроме того, хорошее развитие кукурузы отмечается и при обработке в фазу 9-ти листьев. При этом, как и в 1962 году, после обработки гербицидами кукуруза испытывала продолжительный период депрессии физиологических процессов, но вследствие того, что в посевах не было сорняков, развитие ее во второй половине вегетации проходило ускоренно (урожай зеленой массы увеличился соответственно на 70,7, 96,1 и 88,6 ц/га, при урожае на контроле 229 ц/га).

ЛИТЕРАТУРА

- Гунар И. И. и Березовский М. Я. Химические средства борьбы с сорняками, М., Сельхозгиз, 1952.
- Земская В. А. Борьба с широколистными сорняками в посевах злаковых культур. Итоги науки. Биологические науки, вып. 2, изд. АН СССР, М., 1958.
- Ладонин В. Ф. Влияние производных 2,4-Д на рост и развитие яровой пшеницы. Труды Всесоюзного научно-исследовательского института удобрений и агропочвоведения, вып. 39, 1962.
- Малишаускене В. Действие гербицида 2,4-Д на фотосинтез и количество хлорофилла однодольных и двудольных растений. Вопросы физиологии и биохимии. Институт ботаники АН Литовской ССР, Вильнюс, 1962.

- Радцев В. С. и Радцева Г. Е. Макрометод определения дыхания у растений при морфофизиологическом испытании гербицидов группы 2,4-Д. Труды БСХИ, т. 7, Уфа, 1963.
- Радцева Г. Е. и Сергеев Л. И. Физиологическое обоснование рационального использования бутилового эфира 2,4-Д. Химизация сельского хозяйства Башкирии, вып. 4—5, Уфа, 1962—1963.

ВЛИЯНИЕ ПОЧВЕННЫХ УСЛОВИЙ НА ЗАБОЛЕВАНИЕ КАРТОФЕЛЯ РЖАВОСТЬЮ

Т. А. Барская, Г. А. Вичурина

Институт биологии Карельского филиала АН СССР

Заболевание картофеля «ржавость» встречается почти повсеместно в районах его возделывания. Характерным признаком данного заболевания являются ржавые пятна мякоти, видимые на разрезе клубня.

Наша работа посвящена изучению причин, вызывающих заболевание картофеля ржавостью.

Работа проводилась на агробиологической опытной станции Института биологии Карельского филиала АН СССР. Опыты закладывались в открытом грунте на специально оборудованной термоплощадке. Пониженные и повышенные температуры почвы создавались путем пропускания по трубам, расположенным в почве на глубине 20 см, холодной родниковой или подогретой воды (Коровин и Курец, 1959). Охлаждение и нагрев воды проводились круглосуточно от посадки до уборки. Картофель выращивался при трех вариантах температуры почвы: подогретая, охлажденная и контроль (естественная температура почвы). Каждый вариант опыта представлял собой делянку площадью $6 \times 1,2$ м. Повторность делянок двухкратная. Наблюдения за температурой почвы проводились ежедневно. Работа велась в течение 3-х лет: с 1960 по 1962 год.

В 1960 г. в летний период на охлажденной почве среднесуточная температура на глубине 10 см была в пределах $10,7—18,1^{\circ}$, на утепленной — $19,8—28,5^{\circ}$, на контроле — $12,6—19,6^{\circ}$.

В 1961 г. на охлажденной почве среднесуточная температура была в пределах $13,2—18,7^{\circ}$, на утепленной — $22,6—25,6^{\circ}$, на контроле — $15,5—20,3^{\circ}$.

В 1962 г. на охлажденной почве среднесуточная температура была $12—15,7^{\circ}$, на утепленной — $18,8—26,8^{\circ}$, на контроле — $12,2—17,5^{\circ}$.

Исследования проводились с сортом 'Берлихинген'.

В 1960 г. влажность почвы на делянках с различной температурой выравнивалась путем периодических поливов. В 1961 и 1962 гг. в связи с обилием выпадающих осадков поливы не проводились.

Перед посадкой картофеля на термоплощадке проводилось выравнивание почвы между вариантами. Для этого с каждой делянки снимался слой почвы на глубину 20 см и затем после перемешивания равномерно распределялся между вариантами.

Почвы на термоплощадке средне-суглинистые, слабо-кислые. В 1960 и 1961 гг. в почву под все варианты были внесены минеральные удобрения и перегной.

В 1962 г. на всех вариантах термоплощадки создавались различные почвенные условия. Каждая делянка разбивалась на 6 площадок размером 1,2 м².

На первой площадке смесь состояла из 2/3 песка и 1/3 части почвы. Минеральные удобрения и перегной не вносились. На оставшихся пяти площадках внесены минеральные удобрения из расчета по 20 г хлористого калия и азотнокислого аммония, 40 г суперфосфата и 6 кг парникового перегноя на каждую площадку. На пятой площадке дополнительно при посадке в лунки внесено по 3 г суперфосфата под каждое растение. На шестую площадку дополнительно внесено 300 г негашеной извести.

Таким образом, на каждом варианте создавались следующие почвенные разности: бедная почва — песчаный фон; почва, заправленная удобрениями по общепринятым для Карелии нормам; почва с повышенным содержанием фосфора (местное внесение суперфосфата) и известкованная почва.

Учет заболевания ржавостью проводили путем просматривания срезов клубней у каждого выкопанного куста в период уборки.

Результаты исследований

В опытах на охлажденной почве картофель ржавостью не поражался на протяжении всего периода исследований.

На контрольных делянках в 1960 г. ржавостью было поражено 4% растений. В 1961 и 1962 гг. это заболевание не было обнаружено ни на одном из применявшихся видов удобрений.

На теплой почве наблюдалось массовое поражение картофеля ржавостью. В 1960 г. в период уборки на теплой почве ржавость была обнаружена у 100% растений, а в 1961 г. у 95%.

В 1962 г. на утепленной делянке заболевание наблюдалось на всех вариантах удобрений (табл. 1).

В. Г. Рейфман (1960) считает, что недостаток в почве доступных для растений форм фосфора является основной причиной, вызывающей поражение клубней ржавостью. Для борьбы с этим заболеванием автор рекомендует внесение высоких доз фосфорных удобрений.

Таблица 1

Поражение картофеля ржавостью на утепленной почве в 1962 г
(сорт 'Берлихинген')

Варианты опыта	Дата уборки	% растений, пораженных ржавостью
Общий фон (20 г хлористого калия и азотнокислого аммония, 40 г суперфосфата и 6 кг перегноя на 1,2 м ²)	6/IX	92,1
Общий фон + 3 г суперфосфата в лунки	„	88,8
Общий фон + 300 г негашеной извести на 1 м ²	„	100
1/3 почвы и 2/3 песка без внесения удобрений	„	100

Мы проводили исследования на почвах, имеющих достаточное количество фосфора в доступной для растений форме.

Так, в 1961 и 1962 гг. в начале массового распространения заболевания — третья декада августа, на подогреваемой почве растения были в достаточной степени обеспечены фосфором в легкодоступной форме (табл. 2). На контрольной делянке, где

Таблица 2

Содержание азота, фосфора и калия на термоплощадке за 1962 г.

Варианты	Дата взятия образцов	Общий азот (по Кьельдалю)	P ₂ O ₅ в мг на 100 г почвы (по Кирсанову)	K ₂ O в мг на 100 г почвы (по Пейве)
Подогреваемая почва	21/VIII	0,38	37,0	8,0
Охлажденная почва	21/VIII	0,38	48,0	8,4
Контроль (естественная температура почвы)	21/VIII	0,32	30,4	8,4

фосфор был в меньшем количестве, заболевания растений ржавостью не наблюдалось.

Дополнительное внесение суперфосфата при посадке в лунки (по 3 г под одно растение из расчета 150 кг на 1 га) в наших опытах лишь незначительно, на 3,3%, снизило процент заболевших растений.

Клубни картофеля на подогреваемой почве в наших опытах характеризовались повышенным содержанием общего фосфора

по сравнению с клубнями растений, растущих на охлажденной и контрольной делянках (табл. 3).

Таблица 3

Влияние температуры почвы и заболевания ржавостью на содержание фосфора в клубнях картофеля в период уборки

Варианты опыта	Содержание P_2O_5 в % на абсолютно сухой вес	
	1961 г.	1962 г.
У теплая почва		
Здоровые клубни	6,98	4,49
Клубни с признаками ржавости	6,60	6,74
Охлажденная почва	4,35	4,20
Контроль (естественная температура почвы)	5,26	5,73

О. Д. Белова (1962) для борьбы со ржавостью рекомендует вносить известь и азотные удобрения.

Мы проводили опыты на почве, заправленной органическими и минеральными удобрениями. Однако, несмотря на хорошую заправку почвы удобрениями за все годы изучения, процент пораженных ржавостью растений на подогреваемой почве был чрезвычайно высоким (92,1—100%).

Из вышеприведенных данных можно заключить, что массовое заболевание картофеля ржавостью в наших опытах было обусловлено температурным режимом почвы, а не недостатком элементов минерального питания.

В результате проведенных исследований можно заключить, что повышенная температура почвы 22—27° обуславливает массовое поражение картофеля ржавостью. При температуре почвы 12,6—19,6° картофель в незначительной степени поражается ржавостью лишь в сравнительно бедные осадками годы.

Температура почвы 10—18° препятствует развитию данного заболевания на картофеле.

И. Н. Абрамов (1953), работавший на Дальнем Востоке, указывает, что на северных склонах, где температура почвы ниже, картофель в меньшей степени поражается ржавостью, чем на южных склонах. Поэтому можно заключить, что в районах массового поражения картофеля ржавостью для борьбы с этим заболеванием, можно рекомендовать агроприемы, способствующие снижению температуры почвы, как-то: посадка картофеля на «холодных почвах», к которым относятся торфяники и пойменные земли, при жаркой погоде — замена окуливания глубоким рыхлением и т. д.

Физиологические процессы, обуславливающие заболевание ржавостью

Наши предыдущие исследования (Барская и Егорова, 1960; Коровин и Барская, 1962) показали, что температура почвы оказывает большое влияние на интенсивность дыхания и активность окислительных ферментов растений. Поэтому указанным физиологическим процессам и уделялось основное внимание в работе. Исследования в основном проводились на клубнях, так как листья растений в 1961 г. и 1962 г., особенно на охлажденной и контрольной делянках, были в сильной степени поражены фитофторой. Интенсивность дыхания определялась путем выдерживания клубней в банках над раствором барита (Вальтер и др., 1957).

Наши предыдущие исследования показали (Коровин и Барская, 1962), что отчетливая разница по интенсивности дыхания растений, выращиваемых при различной температуре среды, наблюдается лишь при условии, если температура в период определения интенсивности дыхания близка к температуре, при которой развивался данный орган растения.

Ввиду этого определения интенсивности дыхания клубней мы проводили при температурах, близких к температурам почвы, в период формирования клубней.

Клубни картофеля, выращенные на подогретой почве, в наших опытах обладали более высокой интенсивностью дыхания (табл. 4). Отсюда следует, что при повышенной температуре почвы процессы дыхания в клубнях происходят более интенсивно.

Таблица 4

Интенсивность дыхания клубней картофеля, выращивавшихся при различной температуре почвы (в мг CO_2 на 1 г сырого веса)

Варианты опыта	Дата определения	Температура в период определения	Интенсивность дыхания
Подогреваемая почва	16/VIII	20—22°	5,99
Контроль (почва без подогрева и охлаждения)	„	14—17°	1,4
Подогреваемая почва	3/IX	20—22°	6,7
Контроль	„	14—17°	3,9

В наших исследованиях не наблюдалось определенной зависимости между активностью фермента полифенолоксидазы и температурой почвы. Качественная реакция на оксидазы (в картофеле оксидазы в основном представлены полифенолоксидазой) показала некоторое повышение активности фермента

возле пораженных ржавостью участков ткани клубня, тогда как сами ржавые пятна не изменяли окраски под влиянием реактива.

Здоровые клубни окрашивались данным реактивом равномерно по коровой части клубня вдоль кожуры. Некоторое усиление окраски наблюдалось лишь в местах механического повреждения ткани клубня.

Качественная реакция на полифенолоксидазу производилась путем обработки срезов клубней α -нафтолом и парафенилендиамином (Джапаридзе, 1953).

При качественном определении активности полифенолоксидазы также наблюдалось снижение активности фермента в пораженной ткани (табл. 5).

Таблица 5

Влияние температуры почвы на активность полифенолоксидазы * в клубнях картофеля

Варианты опыта	Дата определения	Активность фермента (в мг пурпургаллина)	Дата определения	Активность фермента
Утепленная почва				
Ржавые пятна мякоти	20/VIII	6,2	4/IX	3,9
Здоровые клубни	"	7,3	4/IX	5,4
Клубни с контроля	"	7,4	4/IX	6,2

Качественные определения активности фермента цитохром-оксидазы реактивом Нади (Глик, 1950) показали, что активность этого фермента также повышается вблизи пораженных ржавостью участков мякоти клубня. С данным реактивом окрашивание было более интенсивным, чем с реактивом на полифенолоксидазу. В пораженной ткани клубня под влиянием реактива Нади также наблюдалось изменение окраски.

Активность ферментов тирозиназы и пероксидазы была выше у клубней, растущих на теплой почве. Однако отчетливой разницы в активности фермента тирозиназы между здоровыми и пораженными ржавостью клубнями не было обнаружено.

Активность пероксидазы на теплой почве была значительно выше при появлении на клубнях признаков ржавости. Например, 31 июля 1962 г. при исследовании активности этого фермента на теплой почве активность пероксидазы в клубнях

* Определения фермента проводились по Кейлину в модификации С. М. Прокошева (1933).

была ниже, чем на контрольной делянке (табл. 6). В этот период ржавость на клубнях не была обнаружена.

Таблица 6

Влияние температуры почвы на активность пероксидазы в клубнях картофеля

Варианты опыта	Дата определения	Активность фермента (в мг се-ребра)
Подогретая почва		
здоровые клубни	31/VII	1,36
Контрольная почва	31/VII	1,54
Подогретая почва		
здоровые клубни	17/VIII	0,47
больные клубни	17/VIII	0,86
Контрольная почва	17/VIII	0,47
Подогретая почва		
здоровые клубни	4/IX	0,79
больные клубни	4/IX	1,05
Контрольная почва	4/IX	0,73

При определении активности фермента 17 августа в начале появления заболевания ржавостью активность пероксидазы была значительно выше у пораженных клубней. Активность пероксидазы определялась методом Х. Н. Починка (1956) по окислению гваякола в присутствии перекиси водорода (гваякол является полифенолом, способным легко окисляться с образованием темноокрашенных веществ). Качественная реакция на пероксидазу проводилась путем обработки срезов клубней растворами гваякола и перекиси водорода. Было обнаружено резкое повышение активности этого фермента у клубней с признаками ржавости вблизи пораженных пятен мякоти и в самих пятнах.

А. В. Рожалин (1936) и В. Г. Рейфман (1960) наблюдали резкое увеличение активности окислительных ферментов у клубней, пораженных ржавостью.

В наших исследованиях в пораженных ржавостью участках ткани клубней наблюдалось повышение активности фермента пероксидазы и снижение активности полифенолоксидазы, поэтому можно предположить, что ржавость картофеля обусловлена нарушением нормального хода процессов окисления веществ фенольного комплекса под воздействием повышенной температуры почвы, в результате чего в тканях клубня образуются темноокрашенные пятна.

Выводы

Повышенная температура почвы (22—28°) вызывает нарушение процессов обмена в картофельном растении и обуславливает массовое заболевание картофеля ржавостью даже в условиях достаточно увлажненных и хорошо удобренных почв.

При пониженной температуре почвы (среднесуточная температура почвы 11—18°) картофель данным заболеванием не поражается.

В районах массового поражения картофеля ржавостью целесообразно применять агротехнические мероприятия, способствующие снижению температуры почвы, как-то: замена окуливания глубоким рыхлением, посадка картофеля на осушенных торфяниках и пойменных землях, летние посадки картофеля и т. д.

ЛИТЕРАТУРА

- Абрамов И. Н. Болезни картофеля на Дальнем Востоке. Хабаровское книжное изд., 1953.
- Барская Т. А., Егорова А. А. Влияние температуры почвы на активность ферментов каталазы и пероксидазы у холодостойких и теплолюбивых растений. Вопросы физиологии и экологии растений в условиях Севера, вып. XXVIII, Петрозаводск, 1960.
- Белова О. Д. Болезни и вредители картофеля. Сельхозгиз, М., 1962.
- Вальтер О. А., Пиневич Л. М., Варасова Н. Н. Практикум по физиологии растений с основами биохимии. Сельхозгиз, 1957.
- Глик Д. Методика гисто-цитохимии. Изд. ИЛ, 1950.
- Джапаридзе Л. И. Практикум по микроскопической химии растений. Сов. наука, 1952.
- Коровин А. И., Курец В. К. Усовершенствование метода получения различных температур почвы для опытов с растениями. Известия Карельского и Кольского филиалов Академии Наук СССР, № 4, 1959.
- Коровин А. И., Барская Т. А. Влияние температуры почвы на дыхание и активность окислительных ферментов корней у холодоустойчивых и теплолюбивых растений. Физиология растений, т. 9, вып. 4, 1962.
- Починок Х. Н. К определению активности пероксидазы в растениях гваяколовым методом. Труды Института физиологии растений и агрохимии, № 10, 1955.
- Прокошев С. М. Раннее образование витамина «С» в картофеле. Биохимия, т. 9, вып. I, 1938.
- Рейфман В. Г. Природа ржавости картофеля. Изд. АН СССР, М., 1960.
- Рожалин Л. В. Природа концентрического некроза картофеля (железистая пятнистость). Вирусные болезни картофеля. Труды ВАСХНИЛ, вып. 5, 1936.

К ВОПРОСУ ОБ УСТОЙЧИВОСТИ КАРТОФЕЛЯ К ЗАМОРОЗКАМ

С. Н. Дроздов, З. Ф. Сычева, И. В. Ильина, Т. А. Барская
Институт биологии Карельского филиала АН СССР

Картофель возделывается в Карелии со второй половины XVIII века (1766 г.) и к настоящему времени стал одной из ведущих сельскохозяйственных культур, занимая 11,3% пашни (6668 га). В последние годы совхозы за счет улучшения агротехники возделывания и применения высоких доз органических удобрений добились резкого увеличения урожайности картофеля. В передовых хозяйствах получают урожаи картофеля до 225 ц/га при средней урожайности по республике 141,5 ц/га (1960 г.).

Одним из факторов, мешающих получению высоких стабильных урожаев картофеля в условиях Карелии, являются заморозки. По данным Петрозаводской гидрометеообсерватории, на территории Карелии, особенно на осушенных торфяниках, почти ежегодно отмечается повреждение ботвы картофеля позднелетними или раннеосенними заморозками. Сильные позднелетние и летние заморозки отмечены в 1963 году. Этот год характеризуется особенно резкими колебаниями температуры в течение суток; во второй половине июля был отмечен ряд скрытых заморозков с перепадами температуры между листьями и воздухом до 6—7° С.

Лаборатория физиологии и экологии растений Института биологии Карельского филиала АН СССР, работая над вопросами устойчивости растений к неблагоприятным климатическим факторам в условиях Севера, в последние 2—3 года основное внимание уделяет устойчивости картофеля к заморозкам. В настоящем сообщении приводятся некоторые данные по устойчивости к заморозкам перспективных в Карелии сортов и некоторых гибридов селекции Института картофельного хозяйства (ИКХ) и Полярной станции ВИР (ПОВИР) и на основании проведенных лабораторией физиологических исследований и обобщения литературных данных делается попытка вскрытия причин устойчивости растений к неблагоприятным факторам среды, в частности, к заморозкам.

Устойчивость ботвы картофеля изучалась методом прямого замораживания целых растений и отрезанных листьев в холодильных камерах (рис. 1); изменение температуры воздуха камеры в период проведения заморозка представлено на рис. 2.

Растения выращивались в эмалированных вегетационных сосудах объемом 6 кг, на песчаной культуре, при поливе питательным раствором (видоизмененная смесь Кнопа с добавлением микроэлементов). В целях поддержания постоянного значения $pH = 5,5$ полив проводился дважды в день до обильного протекания раствора в поддон; периодически, раз в два—три дня, полив проводился сырой водой с заданным pH . В опытах по изучению

влияния заморозков на урожай клубней, растения выращивались из целого выровненного клубневого материала (вес клубня около 35 г).

При изучении устойчивости ботвы различных видов и гибридов картофеля, растения выращивались из глазкового материала по четыре сорта

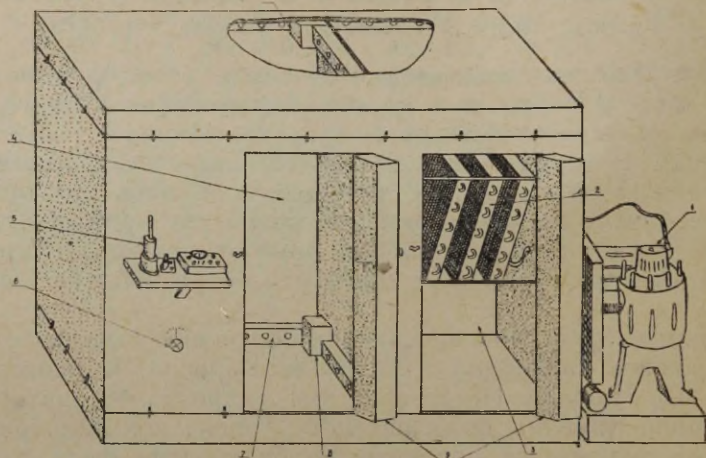


Рис. 1. Холодильная камера конструкции инженера В. К. Курец.

1 — холодильная установка ФАК-1,5; 2 — испарители; 3 — смесительная камера; 4 — холодильная камера; 5 — многоточечный электротермометр; 6 — биметаллический терморегулятор; 7 — нагнетательный воздуховод; 8 — короб воздуховода с вентилятором; 9 — двери камеры; 10 — отводящий воздуховод.

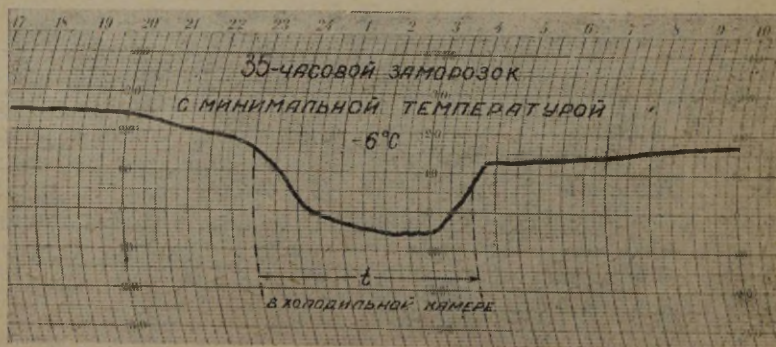


Рис. 2. Изменение температуры воздуха камеры в период проведения заморозка (22—23/VI 1963 г.).

в каждом сосуде (рис. 3), что значительно выравнивает микроклимат в период заморозка.

Помимо этого для контроля все формы картофеля были высажены в полевых условиях.

Описание повреждений проводилось на второй день после заморозка по 100-балльной системе. В анализе использовались хорошо развитые верхние листья (3—4 листа сверху).

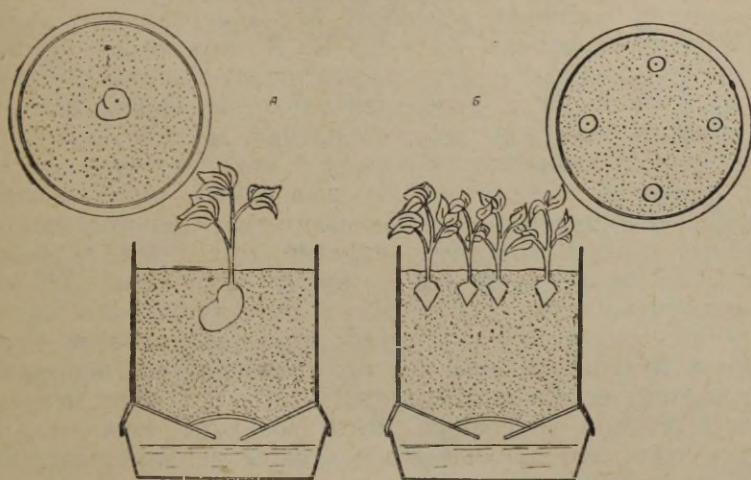


Рис. 3. Расположение растений в сосуде при посадке клубнем (А) и глазками (Б).

Изучение устойчивости ботвы районированных сортов картофеля и проходящих сортоиспытание в Карелии показало значительные различия как между сортами, так и внутри каждого сорта (табл. 1).

Таблица 1

Устойчивость к заморозкам ботвы перспективных для Карелии сортов картофеля (24—40-кратная повторность)

Сорт	Степень повреждения ботвы
Фаленский	33,3
Прикульский	21,1
Хибинский	22,4
Имандра	11,3
Берлихинген	22,0
Сиверский	7,7
Волховский	20,2
Лорх	19,5

Из изученных 8-ми сортов картофеля наибольшая устойчивость ботвы была у сортов 'Сиверский' и 'Имандра', наименьшую устойчивость показала ботва у сорта 'Фаленский'. В то же время следует обратить особое внимание на кустовое раз-

личие внутри каждого сорта. Диапазон устойчивости ботвы различных растений внутри сорта очень велик; отдельные кусты гибнут при небольшой температуре (-3°C), в то время как ботва других растений переносит без замерзания и видимых повреждений заморозки до $-6,5^{\circ}\text{C}$. В литературе (Firbas и Ross, 1961) подобные случаи рассматриваются как способность отдельных растений к переохлаждению. В наших исследованиях вряд ли возможно переохлаждение, так как воздух в камере в период заморозка находится в движении (так как подается с помощью вентилятора), и сама камера вместе с находящимися в ней растениями испытывает значительную вибрацию от работы мотора. Поэтому, вероятно, отсутствие льдообразования у отдельных растений во время заморозков не может быть объяснено переохлаждением, а зависит от более сложных причин, связанных со структурным строением плазмы. Существующее в литературе мнение, что температура повреждения ботвы картофеля лежит в пределах -2 , -3°C и не меняется в период вегетации (Степанов, 1946), возникло, вероятно, в результате того, что не учитывались скрытые заморозки, почти всегда сопутствующие заморозкам радиационного типа; в этих случаях температура воздуха всегда на несколько градусов выше температуры тканей ботвы.

В наших исследованиях 1961—1962 гг. ботва картофеля сильно повреждалась при температуре тканей $-3,4^{\circ}\text{C}$, а в 1963 году ботва всех сортов картофеля в ряде опытов выдерживала эту температуру в течение 2—3 часов без видимых следов повреждения. В ряде случаев повреждение ботвы различных сортов картофеля наблюдалось только при кратковременном заморозке (общая продолжительность отрицательных температур около 3,5 часов) интенсивностью до -5°C .

Изучение устойчивости на отделенном от растения листовом материале в наших исследованиях дало вполне удовлетворительные результаты при сравнении устойчивости различных видов картофеля. При изучении сортовых различий, значительно менее резких, чем видовые, этот метод при многократной проверке не дал удовлетворительных результатов. Это, по всей вероятности, объясняется тем, что отделение от растения листа с помещением его до заморозка во влажную среду резко изменяет весь ход обмена, присущий данному растению в целом, как единому организму.

Проведенные испытания ряда гибридов селекции ПОВИР'а и ИКХ (табл. 2) показали, что среди них есть ряд номеров с очень высокой морозоустойчивостью, как, например, 32/601, 25/602, 50/595, мало уступающих устойчивости к заморозкам ботвы диких видов. Но пока эти гибриды интересны только как селекционный материал, так как они далеко не отвечают требованиям, предъявляемым сорту.

Таблица 2

Устойчивость к заморозкам некоторых перспективных гибридов селекции ПОВИР'а и ИКХ (8-кратная повторность)

Наименование видов, сортов и гибридов	Происхождение	Процент повреждения ботвы
<i>Solanum schreiteri</i>		0
<i>S. demissum</i>		0,6 (0—5)
<i>S. semidemissum</i>		8,5 (0—40)
Гибрид 32/601 ПОВИР	118/58 × Хибинский ранний	0
Гибрид 25/602 „	Северный × 39/575	2,5 (0—20)
„ 50/595 „	41/56 × Приекульский ранний	4,3 (0—30)
„ 118/58 „	гибр. <i>Acaulia</i> × Хибинский ранний	5,0 (0—15)
„ 12/611 „	82 (гибр. <i>Acaulia</i>) × Хибинский ранний	7,5 (0—35)
„ 31/61 „	$50 \left(41/56 \times \frac{6-28}{536} \right)$	
„ 44/572 „	× Хибинский ранний × 6—28/536	16,6 (0—70)
Сеянец 233 ИКХ	34/56 × смесью пыльцы (Эрляйн + 6—28/536)	16,8 (0—30)
Гибрид 39/575 ПОВИР	Гибр. <i>S. demissum</i> (<i>S. schreiteri</i> × <i>S. tuberosum</i>) × смесью пыльцы (Эрляйн + 6—28/536)	19,3 (0—70)
Сорт 'Лорх'		21,8 (0—70)
Сеянец 81—31 ИКХ		21,8 (0—65)
Сеянец 36 ИКХ		23,7 (0—70)
Гибрид 41/56 ПОВИР	<i>S. punae</i> × Розвите	26,8 (0—70)
„ 46/59 „	34/56 (<i>S. schreiteri</i> × Розвите) × 6—28/536	29,2 (0—60)
„ 13/613 „	(34/56 × 6—28/536 × 6—28/536)	29,3 (0—70)
Сорт 'Олев'		29,3 (0—70)
Гибрид 8/552 ПОВИР	Имандра × 1/521 (<i>S. schreiteri</i> × <i>S. tuberosum</i>)	29,3 (0—80)
		32,8 (10—70)

Так обстоит вопрос с устойчивостью ботвы картофеля к заморозкам. Но с хозяйственной точки зрения решающим является урожай и качество клубней. Поэтому были поставлены опыты по влиянию заморозков на урожай и качество клубней. Проведенные исследования вскрыли (табл. 3) ряд очень интересных моментов. Используя кустовое отличие в устойчивости ботвы к заморозкам внутри сорта ('Приекульский ранний'), были получены следующие данные по урожайности: у растений, ботва которых перенесла заморозки без видимых повреждений, урожай клубней, особенно товарных, к моменту уборки был

Таблица 3

Влияние заморозков в фазу начала бутонизации на урожай клубней
раннего картофеля (10-кратная повторность)

№№ ш	Сорт	Вариант	По- вреж- дение (%)	Высо- та ра- стения (см)	Воз- душно сухой вес ботвы	Коли- чество стеб- лей	К л у б н и						Содержание крахмала (%)
							в е с				Количество		
							общий	(%)	товар- ный	(%)	общий	товар- ный	
1	Приекульский ранний	контроль заморозок	—	23,8	14,2	2,8	669	100	578	100	15,6	7,5	9,9
			63	39,8	18,5	4,7	614	91,8	543	94,0	18,1	6,5	10,0
			0	28,3	15,1	3,0	588	87,8	467	80,7	22,3	5,3	8,9
2	Скороспелка № 2	контроль заморозок	—	28,6	21,0	2,9	634	100	600	100	13,0	7,3	11,3
			55	33,4	26,6	4,5	614	93,9	529	88,1	18,2	7,7	12,7
3	Фаленский	контроль заморозок	—	77,7	33,8	2,8	712	100	670	100	12,1	7,7	12,7
			71	57,9	30,5	5,9	591	82,9	511	76,3	13,3	7,2	11,3
4	Детскосельский ранний	контроль заморозок	—	42,1	21,0	3,5	679	100	603	100	16,2	9,3	12,3
			48	45,6	23,3	7,0	680	100	559	92,8	18,4	9,0	12,4

значительно ниже (в среднем на 63%), чем у растений, ботва которых в фазу бутонизации была сильно повреждена прошедшими заморозками. Так, например, у сорта 'Приекульский ранний' при одновременной уборке всех вариантов (в фазу отмирания ботвы пожелтели 2—3 нижних листа) у растений с поврежденной от заморозков ботвой был снижен общий урожай клубней на 8,2% и товарных клубней на 6%, а у растений, перенесших заморозок без видимых повреждений — соответственно на 12,2% и 19,3%.

При анализе данных по оправлению растений скороспелых сортов картофеля после заморозка в фазу бутонизации, отмечаются значительные сортовые отличия как в формировании ботвы, так и по урожаю клубней. Общим признаком является увеличение количества побегов. Высота растений у одних сортов ('Приекульский ранний', 'Скороспелка № 2') значительно возрастает, у других ('Фаленский') — снижается. Изменение крахмалистости клубней в результате прошедшего заморозка также зависит от сорта, в одних случаях повышаясь ('Скороспелка № 2'), в других снижаясь ('Фаленский').

Все эти особенности еще недостаточно изучены, но их более глубокое познание, можно надеяться, позволит свести потери от заморозков к минимуму.

В течение ряда лет (1960—1963 гг.) сотрудниками лаборатории изучалась зависимость устойчивости растений от вязкости и проницаемости плазмы, углеводного и белкового обмена, влияния минерального питания, закалок и т. д. В результате проведенных работ и анализа литературных материалов мы склонны рассматривать устойчивость растений, и в частности к заморозкам, в зависимости от качества ферментов, присущих данному растению. Качество ферментов определяется соотношением их составляющих изоферментов (Вроблевский, 1961).

В наших исследованиях проводилось определение активности ферментов углеводного комплекса различных по устойчивости образцов картофеля при различных температурных режимах.

Исследования показали (табл. 5), что, например, активность фосфорилазы у морозоустойчивого вида (*S. rupaе*) при понижении температуры значительно выше, чем у фосфорилазы менее устойчивого картофеля (Камераз № 1, сеянец), в то время как при высокой температуре наблюдается обратная зависимость.

Активность фосфорилазы определялась по синтезу крахмала в реакционной смеси. В качестве стандарта использовался 0,1% раствор крахмала.

На ведущую роль ферментов в устойчивости растений указывали ряд исследователей (Курсанов, Крюкова, Морозов, 1938; Белкин, 1948). К сожалению, выдвинутый Благовещен-

Таблица 5

Активность фосфорилазы при различной температуре среды (в мг крахмала)

Наименование образцов	Дата определения	3-я часовая экспозиция			
		температура (в °C)	активность	температура (в °C)	активность
<i>S. ripae</i>	16/VIII 1963 г.	+0,7,—1,1	0,21	+30	0,24
Камераз № 1			0,11		0,70
Камераз № 1	29/VIII 1963 г.	+0,3,—0,7	0,21	+30	0,23
<i>S. ripae</i>			0,14		1,00

ским (1960) вопрос о роли качества ферментов в устойчивости растений не получил, на наш взгляд, должной оценки.

Косвенно на качественное отличие ферментных систем указывает ряд работ по изучению обмена веществ в растениях в зависимости от их морозоустойчивости (Барская, 1956; Мочалова, 1958; Карапетян, 1962 и др.).

Выводы

Проведенные в экспериментальных условиях работы по изучению устойчивости к заморозкам ряда сортов и гибридов картофеля показали, что:

1. Ботва различных сортов и гибридов картофеля значительно отличается по своей устойчивости к заморозкам.

2. Внутри культурных сортов картофеля по устойчивости ботвы наблюдается большое кустовое различие, достигающее 2—3° C.

3. Устойчивость ботвы картофеля значительно меняется в зависимости от условий среды.

4. Отсутствие видимых повреждений ботвы не является критерием устойчивости картофельного растения к заморозкам, так как урожай клубней в этом случае может быть снижен значительно больше, чем при гибели надземной массы.

5. Устойчивость растений к заморозкам определяется качеством ферментов, свойственных данному растению.

ЛИТЕРАТУРА

Барская Т. А. Некоторые данные к анатомо-физиологической характеристике морозоустойчивых видов и гибридов картофеля. Труды Карельского филиала АН СССР, в. VI, 1956.

- Белкин Н. И. Ферментативные показатели холодоустойчивости озимых пшениц в связи с их закаливанием. Тр. Днепропетровского с.-х. ин-та, т. 2—3, 1948.
- Благовещенский А. В. Ферменты и холодостойкость растений. Физиология устойчивости растений. Изд-во АН СССР, М., 1960.
- Вроблевский Ф. Изоферменты и их диагностическое значение. V Международный биохимический конгресс. Рефераты секционных сообщений, т. I, секция 1—13, Москва, 1961.
- Карапетян К. А. О некоторых изменениях, происходящих в белковом и углеводном обмене почек миндаля в условиях пониженных температур. Изв. АН Арм. ССР, Биол. 15, № 7, 1962.
- Курсанов А. Л., Крюкова Н. Н., Морозов А. С. Влияние температуры почвы на обратимое действие инвертазы в растениях в связи с их холодо- и жароустойчивостью. Изв. АН СССР, 1, 1938.
- Мочалова Т. И. Некоторые биологические особенности морозоустойчивых форм картофеля. Уч. записки ЛСХИ, в. 77, 1958.
- Степанов В. Н. Устойчивость сельскохозяйственных культур к заморозкам на разных фазах развития. Докл. Моск. С.-х. академии им. К. А. Тимирязева, в. 3, М., 1946.
- Fiebas H. und Ross H. Züchtung auf Frostresistenz bei der Kartoffel. Zeitschrift für Pflanzenzüchtung. Bd. 45, Ht. 4/4, Berlin, 1961.

II. МИНЕРАЛЬНОЕ ПИТАНИЕ И РОСТ РАСТЕНИЙ

ИСПОЛЬЗОВАНИЕ МЕТОДА СТЕРИЛЬНОЙ КУЛЬТУРЫ ИЗОЛИРОВАННЫХ КОРНЕЙ ДЛЯ ИЗУЧЕНИЯ УСВОЕНИЯ РАСТЕНИЯМИ АМИНОКИСЛОТ

Е. И. Ратнер, А. М. Смирнов

Институт физиологии растений им. К. А. Тимирязева АН СССР

Принципиальная возможность усвоения растениями органических источников азота была установлена сравнительно давно с помощью метода стерильной культуры высших растений (Петров, 1917; Шулов, 1913; Hutchinson & Miller, 1912; Beaumont и др., 1931).

В настоящее время для изучения ряда вопросов азотного обмена может быть с успехом использован метод стерильной культуры изолированных корней. Этот метод особенно удобен при изучении усвоения органических источников азота, так как наличие стерильных условий и отсутствие надземных органов растений позволяет полнее выяснить физиологические функции, присущие непосредственно корням в превращениях азотсодержащих соединений.

За последние годы было опубликовано несколько работ, в которых изучали действие отдельных аминокислот на изолированные корни ряда растений (Skinner & Street, 1954; Barnes & Naylor, 1959; Harris, 1959; Street и др., 1960). В этих работах также подчеркивается большое преимущество данного метода.

Методика работы с изолированными корнями была подробно описана в ряде предшествующих наших работ и в работах других исследователей (White, 1943; Уайт, 1949; Смирнов, 1956; Смирнов и Хуан Хун-шу, 1961; Хуан Хун-шу, 1962). В двух последних работах приведен и состав питательных сред, на которых мы выращивали изолированные корни люцерны (*Medicago sativa* L.), росшие в стерильной культуре более трех лет.

Повторность во всех опытах была не менее 10-кратной. Учитывали основные показатели роста: длину главного корня и его сырой вес, общую длину всех боковых корней на главном корне и число боковых корней. Средние по различным вариантам опытов приводятся по этим показателям в расчете на один корень (в отдельных случаях на 10 корней). Продолжительность роста корней в культуре 7 суток. Перед началом каждого опыта и в конце его определяли (потенциометрически) pH среды.

Состав свободных аминокислот в спиртовых экстрактах корней, определяли по методу восходящей одномерной распределительной хроматографии на бумаге с проявлением хроматограмм изатином (Бояркин, 1956, 1958).

Общий азот в корнях определяли по микрометоду Кьельдаля. Небелковый азот определяли этим же методом после предварительного осаждения белка. Содержание белкового азота рассчитывали по разности между общим и небелковым азотом. Определяли также непосредственное содержание белка с помощью спектрофотометрического микрометода (Lowry и др., 1951).

Усвоение аминокислот в среде с нитратами

Хотя в почвенных условиях растения усваивают азот главным образом в форме нитратов и аммония, но наряду с этим корневые системы поглощают некоторые свободные аминокислоты, которые являются продуктами биологического круговорота веществ. Несмотря на то, что общая концентрация этих аминокислот невелика, тем не менее оказывают большое влияние на процессы питания и жизнедеятельности растений. В связи с этим изучение влияния отдельных аминокислот на рост изолированных корней в среде с нитратами представляет большой интерес с теоретической и практической точек зрения.

В питательной среде, в которой росли изолированные корни, кроме трех витаминов (тиамин, пиридоксин, никотиновая кислота) не было других источников органического азота. Но так как суммарная доза всех этих витаминов составляла всего лишь 0,7 мг/л, то содержание азота в них было настолько ничтожно, что его можно было не принимать во внимание (к тому же добавление витаминов в среду делалось как в контрольных, так и опытных вариантах).

В общей сложности нами было изучено влияние на корни люцерны 19 аминокислот и двух амидов (аспарагин и глутамин), даваемых в различных дозах. Результаты опытов приводятся в сводной табл. 1.

Из приведенных в табл. 1 данных видно, что большая часть аминокислот сильно ингибировала рост корней даже и при очень малых концентрациях (1—3 мг/л). С другой стороны, амиды дикарбоновых аминокислот — аспарагин и глутамин — при малых дозах совсем не ингибировали роста и только лишь при очень больших дозах (более 200 мг/л) проявляли ингибирующее действие.

Простейшая аминокислота гликокол, которая является основным компонентом в питательной среде Уайта (White, 1943), широко используемой до сих пор для выращивания корней и тканей растений, давала сильное ингибирование роста даже при той дозе (3 мг/л), в которой она вводится в состав этой среды. В связи с этим гликокол нами в питательную среду не вводился. Исключение гликокола, кроме улучшения роста корней, позволило получить также большое методическое преимущество при изучении органических источников азота, так как такая среда не содержала их в виде основных компонентов.

Таблица 1

Действие аминокислот на рост корней люцерны в среде с нитратами
(рН среды в начале опыта 5,2)

Аминокислоты	Концентрации аминокислот в мг/л, при которых проявлялось ингибирование роста главного корня в длину, выраженное в процентах от контроля		
	Ингибирования не было	20—50%	Более 50%
L-аспарагин L-глутамин	6—15	20—25	215
L-аргинин DL-орнитин DL-цитруллин	3—5	15—18	более 18
L-аспарагиновая к-та DL-глутаминовая к-та D-глутаминовая к-та	—	13—15	более 15
Гликокол DL-гистидин DL-серин DL-пролин	—	3	5—15
D-валин L-фенилаланин L-тирозин L-лейцин DL-лейцин	—	2—3	5—10
DL- α -аланин DL- β -аланин	—	—	3—5
DL-триптофан L-оксипролин	—	—	менее 1

Оптические изомеры аминокислот оказывали на рост корней неодинаковое действие. В наших опытах аминокислоты — валин, тирозин и фенилаланин — вводились в среду в виде D- и L-форм. Результаты опытов с ними приведены в табл. 2.

Из приведенных данных видно, что D-формы валина, тирозина и фенилаланина, особенно в повышенной концентрации, давали меньшее ингибирование роста корней люцерны, чем L-формы этих же аминокислот. Из-за отсутствия D- и L-форм других аминокислот нам, к сожалению, не удалось провести проверку их действия на рост корней.

Таблица 2

Влияние оптической формы аминокислот на рост корней люцерны в среде с нитратами (при pH 5,2)

Аминокислоты	Концентрация (в мг/л)	Ингибирование роста главного корня в длину, выраженное в процентах от контроля	
		L-форма	D-форма
Валин	1,2	6	6
	18	100	31
	38	100	53
Тирозин	2	13	18
	9	27,5	31
	18	100	60
Фенилаланин	1,2	15	10
	17	55	32
	53	100	72

Следует отметить, что DL-лизин в дозах от 2 до 8 мг/л стимулировал рост корней. При этом происходило почти удвоение числа боковых корней и увеличение длины их, а также увеличение сырого веса.

С помощью DL-лизина (8 мг/л) можно было полностью устранить ингибирующее действие на рост корней гликокола (в дозе 3 мг/л). В данном случае мы имеем проявление антагонистического взаимодействия в среде между гликоколом и лизином. Проявление различного характера взаимодействия наблюдалось ранее в опытах с корнями пшеницы (Ратнер и Бэсерменьи, 1959). Аналогичные взаимодействия могут быть также и между другими аминокислотами, особенно в почвенных условиях, когда в корнеобитаемой зоне одновременно присутствуют различные аминокислоты. В связи с этим характер взаимодействий аминокислот в процессе питания растений заслуживает в дальнейшем серьезного внимания и изучения.

Усвоение аминокислот в качестве единственного источника азота

Опыты со стерильными культурами целых растений (кукуруза, подсолнечник), проводившиеся ранее (Ратнер и др., 1956; Ратнер, 1958; Ратнер и Ухина, 1961, 1963), показали, что минеральные формы азота (нитраты) занимали первое место по

своей эффективности, по сравнению с различными аминокислотами, даваемыми этим растениям в качестве единственного источника азота.

В стерильной культуре изолированных корней люцерны нами было испытано в общей сложности 26 различных аминокислот, которые по отдельности вводились в среду в качестве единственного источника азота. Результаты этих опытов частично приводятся в табл. 3.

Таблица 3

Влияние отдельных аминокислот на рост корней люцерны при введении их в среду в качестве единственного источника азота
(при дозе азота 45 мг/л и рН среды 5,2)

Аминокислоты	Основные показатели роста			
	Длина главного корня (в мм)	Общая длина боковых корней (в мм)	Число боковых корней	Сырой вес глав- ного корня (в мг)
NaNO ₃ (контроль)	220,0	546,0	33,4	88,8
L-аспарагин	133,5	265,0	13,0	61,0
L-глутамин	119,2	114,3	15,0	43,4
L-аспарагиновая к-та	74,0	25,2	7,2	21,0
DL-аспарагиновая к-та	52,0	9,2	3,7	14,2

Фактически только L-аспарагин, L-глутамин и частично L-аспарагиновая кислота могли быть доступны для корней. При этом L-форма аспарагиновой кислоты усваивалась корнями лучше, чем DL-форма. Уменьшение концентрации указанных аминокислот существенно не улучшало роста корней.

В дополнение к данным, приведенным в табл. 3, следует отметить, что все остальные аминокислоты, испытанные в этих опытах (L-, D- и DL-глутаминовая кислота, L-аргинин, DL-орнитин, DL-цитруллин, DL-лизин, D- и L-валин, D- и L-тирозин, D- и L-фенилаланин, DL-серин, DL-пролин, DL-лейцин, DL- α и DL- β -аланин, DL-оксипролин, DL-триптофан, гликокол и γ -аминомасляная кислота), в дозе 45 мг/л азота полностью ингибировали рост корней и, следовательно, не могли служить в качестве источника азота. L-глутаминовая кислота, L-аргинин, DL-орнитин и DL-цитруллин при значительно уменьшенной дозе (4,5 мг/л азота) использовались корнями как источники азота.

Следовательно, как и в случае целых растений, ни одна из испытанных аминокислот не могла по своей эффективности в качестве источника азота сравняться по доступности для изолированных корней с нитратами.

Причиной пониженной эффективности аминокислот в качестве источников азота для корней может быть непосредствен-

ное токсическое действие их, затрудненное поглощение корнями или торможение синтеза белка в процессе обменных реакций в корнях.

Для выяснения этих вопросов мы анализировали содержание различных форм азота в корнях, которые выращивались в средах с различными аминокислотами. Результаты анализов приведены в табл. 4.

Таблица 4

Содержание различных форм азота в корнях люцерны при выращивании в среде с различными аминокислотами
(при дозе азота 4,5 мг/л и в расчете на 10 корней)

Аминокислоты	Сухой вес		Общий азот		Небелковый азот		Белковый азот		Длина главного корня (в мм)
	в мг	в %	в мг	в %	в мг	в %	в мг	в %	
NaNO ₃ (контроль)	66,0	100	1,51	100	0,26	100	1,25	100	165,0
Без азота	30,8	46,7	0,28	18,7	0	0	0,28	22,4	65,0
L-аспарагин	55,3	83,5	1,46	98,0	0,21	81,0	1,25	100,0	117,0
L-глутамин	47,6	71,5	1,25	88,5	0,16	61,5	1,09	87,5	112,0
L-аспарагиновая кислота	33,0	55,0	0,78	52,0	0,14	54,0	0,64	51,0	76,0
L-глутаминовая кислота	24,4	37,0	0,51	34,0	0,11	42,5	0,40	32,0	Роста нет
DL-валин	8,8	28,5	0,24	16,0	0,12	46,0	0,12	8,9	"

Приведенные в табл. 4 данные показывают, что количество поглощенного азота и синтезированного белка в корнях, росших в средах с различными аминокислотами, находится в прямом соответствии с приростом корней в длину и накоплением сухого веса. Поэтому интенсивность поглощения аминокислот корнями можно представить в виде следующего ряда: L-аспарагин > L-глутамин > L-аспарагиновая кислота > L-глутаминовая кислота > D-валин. При этом L-валин оказывал заметное ингибирующее влияние на синтез белка в корнях, так как содержание белка в корнях, росших в среде с валином, было даже ниже, чем в корнях, росших в среде без азота (рост этих корней и накопление белка в них были обусловлены за счет остаточного влияния или «последствия» нитратного азота предшествующей среды, в которой выращивались корни перед опытом). Наряду с этим, в корнях, росших в среде с валином, было относительно большее содержание небелкового азота. Следовательно, можно считать, что валин не только не усваивался корнями, но и подавлял использование тех небольших

запасов азота (преимущественно нитратного), которые оставались в корнях в результате «последствия» предшествующей среды. Этим же, видимо, можно объяснить и более низкое содержание общего азота в корнях, выращенных в среде с валином, по сравнению с корнями, росшими в среде без азота.

При наличии же в среде L-аспарагина, содержание общего и белкового азота в корнях было почти таким же, как и в корнях, росших в среде с нитратами. Почти аналогичная картина была и при усвоении корнями L-глутамин. Хорошее использование амидов дикарбоновых аминокислот изолированными корнями лишний раз подчеркивает большую роль этих соединений в азотном обмене растений, подтверждая классические представления об их роли (Прянишников, 1945), подтвержденные новейшими данными (Кретович, 1961).

Слабая доступность или даже полная недоступность для изолированных корней отдельных аминокислот в качестве источника азота не всегда может быть объяснена ограниченным поглощением этих аминокислот корнями или торможением ими процессов синтеза белка, за исключением случаев, аналогичных валину. Причина этого явления, по всей вероятности, обусловлена особенностями превращения и усвоения азота аминокислот непосредственно в корнях.

Для целых растений этот вопрос нами был выяснен довольно детально (Ратнер и др., 1956; Ратнер и Ухина, 1961, 1963). Так, например, при усвоении кукурузой аспарагиновой и глутаминовой кислот и гликокола в корнях происходило дезаминирование этих аминокислот с отщеплением аммиака и последующим включением его в новый цикл обмена и синтеза аминокислот. Такой путь азотного питания, по-видимому, нельзя признать рациональным для растений и вследствие этого мы и наблюдаем здесь малую эффективность аминокислот по сравнению с минеральными источниками азота.

Используя метод хроматографического анализа, мы попытались и в случае с изолированными корнями выяснить причины пониженной эффективности аминокислот. Для этого корни, выращенные в средах с различными аминокислотами, анализировали на содержание в них свободных аминокислот. Результаты этих анализов можно видеть на рис. 1, где приводится схематическое изображение хроматограмм.

На основании полученных данных испытанные аминокислоты по характеру превращения их в корнях можно разделить на три группы.

В первую группу входили те аминокислоты, которые поглощались корнями, перерабатывались в них, активно включались в процессы обмена и поэтому могли служить в качестве источника азота (L-аспарагин, L-глутамин и L-аспарагиновая кислота). Состав свободных аминокислот в корнях, выращенных в

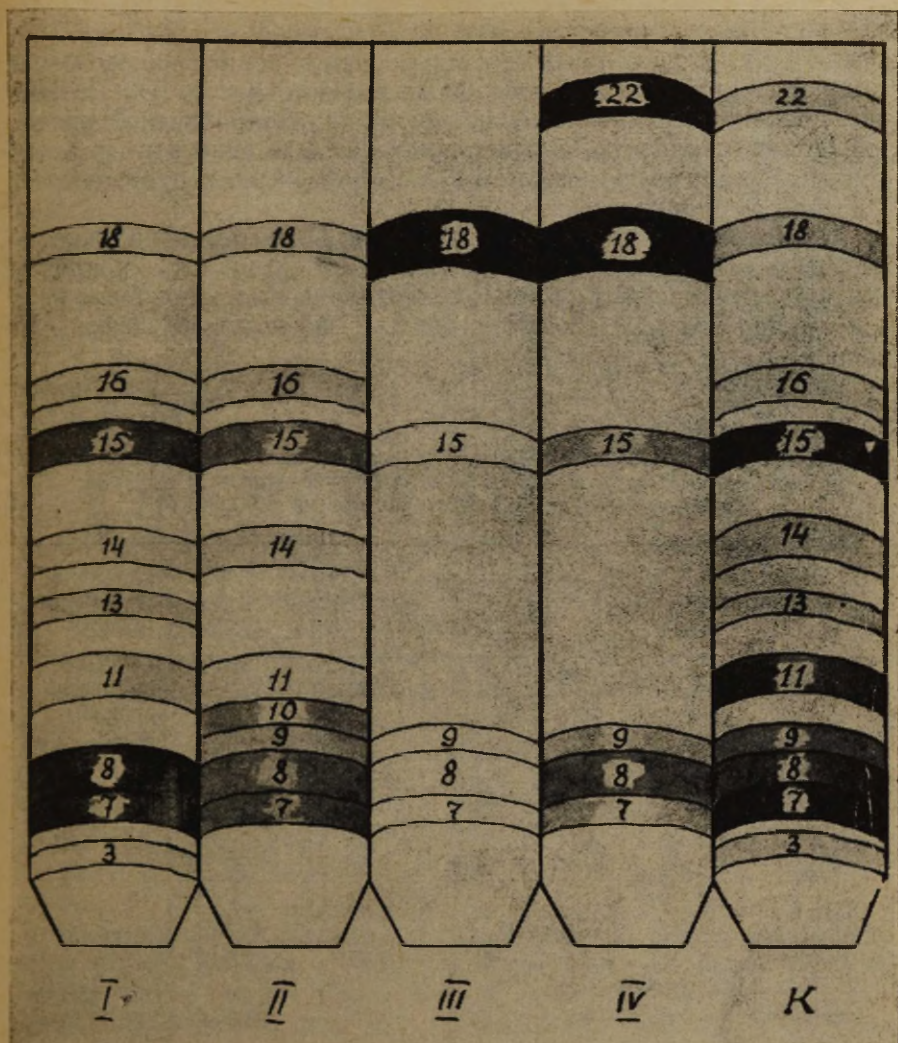


Рис. 1. Схематическое изображение хроматограмм (восходящих) свободных аминокислот изолированных корней люцерны, росших в средах с различными аминокислотами.

Растворитель: бутанол — уксусная кислота — фосфатно-цитратный буфер (рН 4) в соотношении 4:1:5. Проявление изитином. Идентификация с помощью «метчиков».

Аминокислоты, даваемые в качестве единственного источника азота: I — I-аспарагин; II — гликокол; III — D-валин; IV — L-валин; K — контроль (нитраты).

Аминокислоты: 3 — лизин; 7 — аспарагин; 8 — аспарагиновая кислота; 9 — серин; 10 — гликокол; 11 — глутаминовая кислота; 13 — треонин; 14 — аланин; 15 — пролин; 16 — γ -аминомасляная кислота; 18 — валин; 22 — лейцин.

среде с этими аминокислотами, фактически был такой же, как и в корнях, росших в среде с нитратами. Различие здесь было лишь в количественном соотношении аминокислот. Так в корнях, росших в среде с L-аспарагином и L-аспарагиновой кислотой, накапливались в большем количестве именно эти два соединения, которые, по-видимому, еще не успевали превратиться в другие аминокислоты.

Аминокислоты второй группы (L- и D-глутаминовая кислота, DL- α -аланин и гликокол) также поглощались корнями, включались в азотный обмен, но, в отличие от аминокислот первой группы, были малоэффективными источниками азота для корней.

Таблица 5

Содержание белка в изолированных корнях люцерны при выращивании их в среде с различными аминокислотами (при дозе азота 4,5 мг/л в расчете на 10 корней)

Аминокислоты	Сырой вес корней		Содержание белка в корнях		Характеристика роста корней
	в мг	в %	в мг	в %	
NaNO ₃ (контроль)	812,0	100	7,00	100	Нормальный (хороший)
Без азота	276,6	34,4	0,80	12,1	Очень слабый
L-аспарагин	541,6	66,7	5,50	78,5	} Средний
L-глутамин	401,8	49,5	4,50	64,5	
L-аспарагиновая кислота	331,2	40,8	3,50	50,0	
L-аргинин	322,6	41,0	2,00	38,6	} Слабый
DL-орнитин	298,8	37,0	1,90	20,4	
DL-цитруллин	293,6	36,2	1,52	22,8	
Гликокол	199,6	24,6	2,40	34,2	} Очень слабый
L-глутаминовая кислота	140,6	17,8	1,10	15,7	
DL- α -аланин	144,6	17,8	0,90	12,8	
L-валин	44,6	9,1	0,35	5,0	} Роста нет
D-валин	148,8	18,4	0,60	8,6	
L-тирозин	125,6	15,5	0,52	7,4	
D-тирозин	191,0	23,5	0,75	10,7	
L-фенилаланин	122,6	15,2	0,45	6,4	
D-фенилаланин	106,0	13,1	0,50	7,2	
NaNO ₃ + 50 мг/л хлорамфеникола	167,0	20,3	0,80	12,5	Сильное ингибирование роста

Наконец, аминокислоты третьей группы (L- и D-валин, L- и D-тирозин, L- и D-фенилаланин, L- и D-лейцин) тоже поглощались корнями, накапливались здесь в неизменном состоянии, но превращения их в другие аминокислоты не происходило. Поэтому они в обменных процессах, происходящих в корнях, не участвовали и не могли обеспечивать нормального роста корней.

Для выяснения вопроса об участии различных аминокислот в синтезе белка мы проводили непосредственное определение белка в корнях, росших в среде с этими аминокислотами. Результаты анализов одного из опытов приводятся в табл. 5.

Приведенные в табл. 5 данные показывают, что интенсивность синтеза белка в корнях, выращиваемых на испытываемых аминокислотах, зависела от возможности усвоения этих аминокислот корнями и способности поддержания роста корней, т. е. она фактически зависела от способности отщепления аминной группы с последующим участием ее в реакциях синтеза новых аминокислот. Так, например, L-аспарагин, L-глутамин и L-аспарагиновая кислота сравнительно хорошо обеспечивали рост корней, легко включались в аминокислотный обмен и давали интенсивный синтез белка.

Аминокислоты, обеспечивавшие меньший синтез белка, были менее доступны для корней. И, наконец, те аминокислоты, которые совсем не поддерживали роста корней, фактически не обеспечивали и синтез белка в них (валин, тирозин, фенилаланин). Содержание белка в этих корнях было даже меньше, чем в корнях, росших в среде без азота, а также в среде с нитратами, но в присутствии хлорамфеникола, который, как известно, подавляет синтезирование белка (Молотковский, Смирнов, 1963).

Но в случае гликокола было другое положение. Синтез белка в корнях, росших в среде с гликоколом, происходил довольно интенсивно, а рост корней был очень слабый. Это, по-видимому, объясняется тем, что он замедляет процессы дыхания корней (Ратнер и Ухина, 1961), а также, возможно, образует промежуточные продукты обмена в корнях, ингибирующие рост их.

Различие в действии разных оптических форм аминокислот проявилось и здесь, когда они использовались в качестве источника азота. Так, например, при выращивании корней в среде с L-валином, в них при хроматографическом анализе был выявлен лейцин, в то время как в корнях, росших в среде с D-валином, его не было. Но вопрос об усвоении D- и L-форм различных аминокислот корнями, в котором участвуют, по-видимому, соответствующие специфические ферментные системы, требует дополнительных исследований.

Выводы

1. В среде с нитратами из испытанных аминокислот только DL-лизин (частично также и L-аргинин) в малых дозах (3—8 мг/л) вызывали стимулирование роста изолированных корней люцерны. L-аспарагин, L-глутамин, DL-орнитин и DL-цитруллин в дозах от 3 до 15 мг/л не ингибировали рост. Все же другие аминокислоты в дозах 1—15 мг/л давали сильное ингибирование роста.

2. D-формы валина, тирозина и фенилаланина давали несколько меньшее ингибирование роста корней в среде с нитратами по сравнению с L-формами этих аминокислот.

3. Ингибирующее действие гликокола (в дозе 3 мг/л) в среде с нитратами полностью устранялось при одновременном введении в среду DL-лизина (до 8 мг/л), а также и L-аргинина (3 мг/л).

4. Преобладающая часть аминокислот в качестве источника азота не была доступна для корней и оказывала на рост их сильное токсическое действие. Ни одна из испытанных аминокислот не могла сравниться по своей эффективности с нитратами.

5. Амиды аспарагиновой и глутаминовой кислот — L-аспарагин и L-глутамин — в качестве единственного источника азота лучше всех других аминокислот обеспечивали рост корней. Аспарагиновая кислота усваивалась хуже аспарагина, а глутаминовая кислота была почти недоступна. L-форма аспарагиновой кислоты обеспечивала лучший рост корней, чем DL-форма.

6. L-аспарагин, L-глутамин и L-аспарагиновая кислота активно поглощались корнями, включались в процессы азотного обмена и в синтез белка и сравнительно хорошо поддерживали в течение длительного времени рост корней.

7. Слабая эффективность отдельных аминокислот в качестве источника азота для изолированных корней не определяется малой интенсивностью поглощения их корнями. Она обусловлена, по-видимому, неспособностью корней к активному включению аминокислот в процессы обмена, протекающие в корнях, а также действием этих аминокислот или продуктов их обмена в направлении нарушения отдельных важных физиологических функций. Слабое же поглощение аминокислот может быть следствием этих нарушений.

8. D- и L-формы аминокислот при использовании их корнями в качестве источника азота участвуют в азотном обмене неодинаково, проявляя специфические особенности, свойственные каждой оптической форме.

9. Выявлена большая перспективность метода стерильной культуры изолированных корней в изучении процессов азотного обмена в растениях.

ЛИТЕРАТУРА

- Бояркин А. Н. Разноцветное проявление аминокислот на бумажных хроматограммах. Физиол. растений, т. 3, № 4, 1956; т. 5, № 1, 1958.
- Кретович В. Л. Биохимия автотрофной ассимиляции азота. Изд. АН СССР, М., 1961.
- Молотовский Ю. Г., Смирнов А. М. О действии хлорамфеникола на синтез белка в растениях. Физиол. растений, т. 10, № 3, 1963.
- Петров Г. Г. Усвоение азота высшими растениями на свету и в темноте. М., 1917.
- Прянишников Д. Н. Азот в жизни растений и в земледелии СССР. Изд. АН СССР, М., 1945.
- Ратнер Е. И., Колосов И. И., Ухина С. Ф., Доброхотова И. Н., Казуто О. Н. Об усвоении растениями аминокислот в качестве источника азота. Изв. АН СССР, сер. биол., № 6, 1956.
- Ратнер Е. И. Питание растений и жизнедеятельность их корневых систем. Изд. АН СССР, М., 1958.
- Ратнер Е. И., Бэсерменъи З. Взаимоотношения аминокислот при их поглощении корнями пшеницы. Физиол. растений, т. 6, № 5, 1959.
- Ратнер Е. И., Ухина С. Ф. Метаболизм корней в связи с поглощением и усвоением растениями аминокислот. Изв. АН СССР, сер. биол., № 6, 1961.
- Ратнер Е. И., Ухина С. Ф. Ход превращений поглощенных извне аминокислот в корнях кукурузы. Физиол. растений, т. 10, № 4, 1963.
- Смирнов А. В. Использование метода культуры изолированных корней в физиологии растений. Физиол. растений, т. 3, № 4, 1956.
- Смирнов А. М., Хуан Хун-шу. Сравнительная доступность различных соединений азота для изолированных корней люцерны, выращиваемых в стерильных условиях. Изв. АН СССР, сер. биол., № 6, 1961.
- Уайт Ф. Ф. Культура растительных тканей. Изд. ИЛ, М., 1949.
- Хуан Хун-шу. Использование различных источников азота изолированными корнями люцерны в стерильной культуре. Диссертация. Библиотека ОБН АН СССР, М., 1962.
- Шулов И. С. Исследования в области физиологии питания высших растений при помощи методов изолированного питания и стерильных культур. М., 1918.
- Barnes R. L. and Naylor A. W. Effects of various nitrogen sources on growth of isolated roots of *Pinus scrota*. *Physiol. Plant.*, 12, N 1, 1959.
- Beaumont A. B., Larsinos G. F., Piekenlrock P., Nelson P. R. The assimilation of nitrogen by tobacco. *Journ. Agric. Res.*, 43, N 3, 1931.
- Harris G. P. Amino acids as nitrogen sources for the growth of excised roots of red clover. *New Phytol.*, 58, N 3, 1959.
- Hutchinson H. B. and Miller N. H. J. The direct assimilation of inorganic and organic forms of nitrogen by plants. *Journ. Agric. Sci.*, 4, N 2, 1912.
- Lowry O. H., Roselrough N. J., Farr A. L. and Randall R. J. Protein measurement with the Folin phenol reagent. *Journ. Biol. Chem.*, 193, N 1, 1951.
- Skinner J. C. and Street H. E. Studies on the growth of roots. II. Observation on the growth of excised groundsel roots. *New Phytol.*, 53, N 1, 1954.
- Street H. E., Hughes J. C. and Lewis L. S. Studies on the growth of excised roots. X. Individual amino acids and acid hydrolysed casein as nitrogen sources for the growth of excised tomato roots. *New Phytol.*, 59, N 3, 1960.
- White P. R. A handbook of plant tissue culture. Lancaster, 1943.

НЕКОТОРЫЕ ЧЕРТЫ ОБМЕНА ВИТАМИНОВ И АЗОТИСТЫХ ВЕЩЕСТВ У БОБОВЫХ РАСТЕНИЙ ПРИ АВТОТРОФНОМ И СИМБИОТРОФНОМ ПИТАНИИ В СВЯЗИ С ИХ ПРОДУКТИВНОСТЬЮ

Е. И. Ратнер, И. Н. Доброхотова

Институт физиологии растений им. К. А. Тимирязева АН СССР

Ранее нами было показано (Ратнер и Доброхотова, 1958), что питание гороха в полустерильных песчаных культурах за счет усвоения азота воздуха в симбиозе с клубеньковыми бактериями ведет к сильно выраженному обогащению его корней витаминами группы В (тиамином, пиридоксином и пантотеновой кислотой) по сравнению с растениями, азотное питание которых целиком было основано на усвоении минерального азота (NH_4NO_3 из питательной смеси Прянишникова). Снабжение надземных органов витаминами за счет их запаса, накопленного в корнях, начинается лишь позднее, после вступления растений в фазу цветения.

Наряду с повышением содержания витаминов, во всех органах симбиотрофно питающихся растений отмечено также и значительно более высокое содержание азота, чем у автотрофно питающихся. При этом относительное повышение содержания азота было наиболее сильно выражено в листьях, между тем как относительное повышение содержания витаминов было сильнее всего выражено в корнях. Отсюда возникало представление о роли корневой системы в качестве депо, в котором витамины группы В накапливаются в наибольшей мере.

В связи с этим представлялось интересным проследить за дальнейшим обменом витаминов в растениях в процессе формирования плодов и созревания семян, для чего были проведены опыты с тем же горохом сорта 'Московский 572' в тех же условиях, что и ранее опубликованные опыты.

Растения выращивались в песчаных культурах, в одном случае на полной питательной смеси Прянишникова, с добавлением микроэлементов бора, марганца и молибдена, а в другом — на той же питательной смеси, в которой доза минерального азота была сокращена в 30 раз и составляла всего лишь 12 мг азота на сосуд, вмещавший 4 кг песка. Как показали многие исследования последнего времени (Nutrition of the legumes, 1958; Raggio a. Raggio, 1962), небольшая доза минерального азота не только не препятствует, но даже способствует образованию клубеньков и лучшему усвоению атмосферного азота.

В контрольном варианте (полная доза азота) семена высевались без инокуляции, а в опытном ($1/30$ дозы азота) семена перед посевом инокулировались активной расой клубеньковых бактерий гороха — *Rhizobium leguminosarum*, штамм 222а, про-

бирочная культура, полученная из Всесоюзного института с.-х. микробиологии. Для того, чтобы свести к минимуму опасность заражения растений клубеньковыми бактериями и в сосудах контрольного варианта, опыт проводили по типу полустерильных культур. Подготовленные к посеву сосуды, как контрольные, так и опытные подвергались стерилизации в автоклаве при давлении в 1,5 атмосферы в течение полутора часов. Семена перед посевом обрабатывали спиртом в течение 2—3 минут, а затем промывали 5 раз дистиллированной водой, после чего одну часть семян, предназначенную для высева в сосуды с $1/30$ дозы минерального азота, обрабатывали суспензией клубеньковых бактерий, а другую часть, предназначенную для высева в контрольные сосуды, обрабатывали водой без инокуляции. Как было установлено в дальнейшем, корни инокулированных растений имели хорошо развитые клубеньки, между тем как контрольные растения (на минеральном азоте) были совершенно лишены клубеньков.

Для исследования на содержание витаминов, во второй половине вегетационного периода взяты были листья, стебли и корни растений в три срока: в начальный период формирования плодов, в период налива семян и при полном созревании семян.

Учет содержания витаминов был ограничен в этом опыте главным образом определением пиридоксина, в отношении которого в раннее опубликованных опытах были получены наиболее четкие данные. Определение велось микробиологическим методом с помощью *Saccharomycoides Ludwigii* по Мейселю и Помощниковой (1952). Как видно из цифр табл. 1, в начальные фазы формирования плодов и налива семян (до их созревания) роль корневой системы инокулированных растений гороха как депо витамина В₆ выступает достаточно отчетливо. Содержание этого витамина в корнях достигает здесь величин, характерных для такого богатого источника витаминов группы В, как сухие дрожжи (Букин, 1940).

Относительно того, что надземные органы заимствуют из корней не только фиксируемый в клубеньках азот, но также и витамины (в данном случае пиридоксин), можно было судить по анализу пасоки, взятой в этом опыте в фазу начала налива семян. Оказалось, что при близких количествах выделенной пасоки содержание в последней пиридоксина, также как и общего азота, было у инокулированных растений значительно выше, чем у контрольных (пиридоксина соответственно 0,054 и 0,033 мкг, общего азота 3,75 и 1,94 мг на 1 мл пасоки).

Что касается аминокислотного состава пасоки, то, как видно из хроматограммы на рис. 1, здесь не обнаруживаются качественных различий у автотрофно- и симбиотрофно питающихся растений. В том и в другом случае среди аминокислот пасоки

Таблица 1

Изменения в содержании пиридоксина в различных органах гороха в процессе созревания семян при автотрофном и симбиотрофном питании (мкг на 1 г сухого вещества)

Варианты опыта	Начало формирования бобов			Начало налива семян			Полное созревание семян			
	листья	стебли	корни	листья	стебли	корни	листья	стебли	корни	семена
Полная питательная смесь Прянишникова без инокуляции семян (контроль)	6.0	4.5	9.0	9.2	5.5	6.0	3.0	5.5	7.0	1.0
Смесь Прянишникова с 1/30 нормы азота + инокуляция семян клубеньковыми бактериями гороха	12.0	4.5	37.0	12.0	5.5	45.0	6.0	5.0	6.0	2.5

резко преобладает аспарагин. Напомним в связи с этим, что в работе Турчина (1959) было показано, что при усвоении бобовыми растениями свободного меченого азота (N^{15}) последний обнаруживался в клубеньках главным образом в амидной группе аспарагина. С другой стороны, в работах нашей лаборатории со стерильной культурой изолированных корней люцерны было показано (Ратнер, Смирнов и др., 1964), что аспарагин является единственным из многих изучавшихся в этих опытах органических источников азота (аминокислот и амидов), который усваивался корнями люцерны почти столь же успешно, как нитратный азот (при низких концентрациях).

Показательно также, что в опытах Виеринга (Wieringa, 1958) горох в стерильных культурах обнаруживал заметное содержание аспарагина в пасоке лишь в случае инокуляции растений эффективными расами клубеньковых бактерий. Заражение неэффективными расами не давало в пасоке аспа-



Рис. 1. Хроматограмма аминокислотного состава пасоки гороха. Справа — при автотрофном питании; слева — при симбиотрофном питании. Растворитель: бутанол—уксусная кислота—вода в отношении 4:1:5. Идентификация при помощи метчиков и окраской изатином.

Аминокислоты: 3 — лизин; 5 — аспарагин; 8 — аспарагиновая кислота; 9 — глютамин; 10 — серин, гликокол; 13 — треонин; 15 — пролин; 16 — тирозин; 18 — валин; 23 — лейцин.

рагина. По данным автора, этот показатель настолько чувствителен, что позволяет уже в 3-недельном возрасте растений, когда различий в росте еще не наблюдается, отличить по хроматограммам пасоки высоко эффективные расы клубеньковых бактерий от неэффективных. В недавно опубликованной работе Шильниковой (1962) наблюдение Виеринга не нашло подтверждения. Следует однако учесть, что последний в качестве неэффективных брал такие штаммы, которые в полевых опытах давали даже снижение урожая гороха, при высоких прибавках от эффективных штаммов, между тем как в опытах Шильниковой в качестве неэффективного, или малоэффективного, взят был тот же штамм 222а, который был использован и в наших опытах и который обеспечивал весьма высокую азотофиксацию и хорошее развитие растений. Последнее явствует из таблицы 2, в которой приведены данные конечного урожая растений в рассматриваемом опыте и содержание в них азота (см. также рис. 1 и 2).

Таблица 2

Урожай гороха и содержание в нем азота при автотрофном и симбиотрофном питании

Варианты опыта	Общий вес сухого вещества растений при уборке (в г на сосуд)	Вес сухих семян (в г на сосуд)	Содержание общего азота в растениях (в мг на сосуд)
Полная питательная смесь Прянишникова без инокуляции семян (контроль)	18.4	4.8	341.2
Смесь Прянишникова с 1/30 нормы азота + инокуляция семян клубеньковыми бактериями гороха	27.4	11.7	661.3

Все сказанное говорит о центральной роли аспарагина, во всяком случае как основной транспортной формы, в азотистом обмене у бобовых растений, свидетельствуя одновременно в пользу аммиака, как первичного продукта усвоения свободного азота бобовыми. Этим, однако, отнюдь не отвергается возможность участия и других аминокислот, в частности глютаминовой (Zelitch и др., 1952; Mulder и др., 1959) и γ -аминомасляной (Butler и др., 1961) в начальных процессах превращений фиксированного в клубеньках свободного азота воздуха.

Возвращаясь к данным таблицы 1, следует отметить, что ко времени полного созревания семян избыток пиридоксина в корнях инокулированных растений оказался исчерпанным и содер-

жание его уже мало отличалось от содержания в корнях контрольных растений. Оно было повышенным лишь в листьях и семенах. Дополнительный анализ корней на содержание в них тиаминa по методу Шопфера дал аналогичный результат: если в начале формирования плодов содержание тиаминa составляло в корнях инокулированных растений 15 мкг, а у контрольных



Рис. 2. Горох в полустерильной песчаной культуре.

1 — при автотрофном питании; 2 — при симбиотрофном питании

7,2 мкг на 1 г сухого веса, то в фазе полного созревания семян оно составляло в обоих случаях лишь 5,5 мг на 1 г корней. Наряду с этим, в зрелых семенах содержание тиаминa поднялось до 36 мкг на 1 г сухого веса, вместо 22 мкг в семенах контрольных растений.

Совокупность изложенных данных отчетливо говорит о том, что усвоение горохом атмосферного азота в симбиозе с клубеньковыми бактериями более благоприятно для формирования урожая, накопления в нем азота, а также витаминов группы В,

Таблица 3

Накопление урожайной массы и общего азота растениями гороха при автотрофном и симбиотрофном питании

Варианты опыта	До цветения				Цветение				Созревание семян					
	вес сухого вещества растений		содержание общего азо- та в расте- ниях		вес сухого вещества растений		содержание общего азо- та в расте- ниях		вес сухого вещества растений		вес сухих семян		содержание общего азо- та в расте- ниях	
	в г на сосуд	в % от контроля	в мг на сосуд	в % от контроля	в г на сосуд	в % от контроля	в мг на сосуд	в % от контроля	в г на сосуд	в % от контроля	в г на сосуд	в % от контроля	в мг на сосуд	в % от контроля
Полная питательная смесь Прянишникова без инокуляций семян (контроль)	12.21	100	181.6	100	14.34	100	220.4	100	18.71	100	4.50	100	297.4	100
Смесь Прянишникова с 1/30 нормы азота + инокуляция семян клубеньковыми бакте- риями гороха	13.17	108	392.7	216	18.84	131	439.0	199	32.64	175	12.58	279	769.2	259

чем выращивание этих растений на минеральном азоте при подавленной азотификации.

Правда, в рассмотренном опыте доза минерального азота в контрольном варианте ограничивалась его содержанием в питательной смеси Прянишникова, что, при сравнительно малом объеме сосудов (на 4 кг песка), было, по-видимому, недостаточным для полного удовлетворения потребности гороха в азоте на всем протяжении вегетационного периода. Как видно из таблицы 2, ко времени полного созревания семян весь имевшийся в сосуде азот (около 340 мг) оказался полностью исчерпанным.

Тем не менее, указанный вывод о более интенсивном усвоении бобовыми растениями атмосферного азота при симбиотрофном питании, по сравнению с усвоением ими минерального азота при автотрофном питании, вытекает из других опытов, в которых содержание усвоенного азота определялось в растениях еще задолго до исчерпания ими всего запаса минерального азота в контрольных сосудах.

Так, в опыте с горохом, служившим для изучения обмена витаминов в ранее опубликованной работе (Ратнер и Доброхотова, 1958), общее содержание азота в растениях учитывалось не только в конечном урожае полностью созревших растений, но и в более ранние фазы — до цветения и после начала цветения. Как видно из таблицы 3, у вегетирующих растений, при отсутствии еще заметных различий в весе растений, количество усвоенного ими азота в условиях симбиотрофного питания в 2 раза превосходило его количество, усвоенное при автотрофном питании. Между тем, в последнем случае растения поглотили лишь немногим больше половины имевшегося в сосуде минерального азота. Аналогичные различия в интенсивности усвоения азота при разном типе питания обнаруживаются и в фазе цветения, когда запас минерального азота в сосудах также далеко еще не исчерпан.

Не менее убедительные данные получены были в опыте с соей сорта 'Приморская 529', проведенном одновременно с рассмотренным выше опытом с горохом и в точно таких же условиях. Семена сои инокулировались активной расой специфических для этой бобовой культуры клубеньковых бактерий — *Rhizobium japonicum*, штамм 631, полученный также из Всесоюзного института с.-х. микробиологии. И здесь корни инокулированных растений имели хорошо развитые клубеньки, а корни контрольных растений совершенно лишены были их (рис. 3). Растения взяты были для анализа на содержание в них азота в 2 срока: до цветения и в начальный период формирования бобов.

Как видно из таблицы 4, в ранний период развития инокулированные растения сои по сухому весу даже заметно уступали растениям, произраставшим на минеральном азоте, тем не ме-

Таблица 4

Накопление урожайной массы и общего азота растениями сои при автотрофном и симбиотрофном питании

Варианты опыта	До цветения				Начало формирования бобов			
	вес сухого вещества растений		содержание общего азота в растениях		вес сухого вещества растений		содержание общего азота в растениях	
	в г на сосуд	в % от контроля	в мг на сосуд	в % от контроля	в г на сосуд	в % от контроля	в мг на сосуд	в % от контроля
Полная питательная смесь Прянишникова без инокуляции семян (контроль)	13.69	100	201.8	100	23.86	100	330.0	100
Смесь Прянишникова с 1/30 нормы азота + инокуляция семян клубеньковыми бактериями сои	10.74	79	352.8	175	32.51	136	798.5	242

нее, по общему содержанию азота они более чем в полтора раза превосходили их. Поздно инокулированные растения значительно превосходили контрольные как по накоплению урожайной массы, так и, в особенности, по накоплению азота. Однако и в этом опыте, как и в опыте с горохом, данные последнего срока учета менее показательны, так как автотрофно питающиеся растения к этому времени практически полностью исчерпали весь имевшийся в сосуде запас минерального азота.



Рис. 3. Корни сои в полустерильных песчаных культурах.
Слева — при автотрофном питании; справа — при симбиотрофном питании

Последнее обстоятельство оставляет открытым вопрос о максимально возможной в данных условиях продуктивности растений при симбиотрофном и автотрофном азотистом питании, при обильном снабжении растений минеральным азотом. Укажем в связи с этим на работу Эллос и Бартхоломью (Allos a. Bartholomew, 1959), в которой было обнаружено в опытах с различными бобовыми растениями, что процесс азотофиксации сам по себе, без дополнительного снабжения растений минеральным азотом, ни в одном случае не мог обеспечить максимальный в данных условиях (гравийные культуры) рост растений. Однако в этой же работе, в которой, благодаря применению меченого по N^{15} аммиака, можно было учесть отдельно количество азота, усвоенного из минерального удобрения и из воздуха, было ясно показано, что использование растениями свободного азота воздуха закономерно падало по мере повышения дозы минерального азота, а, следовательно, сводилась на нет одна из основных задач, которая ставится перед посевом бобо-

вых растений — обогащение баланса азота в земледелии за счет связывания атмосферного азота. Исходя из изложенных выше данных, можно допустить, что при повышении дозы минерального азота выше некоторого предела может быть сильно ослаблена также и роль бобовых культур как источника высоковитаминных кормов.

Как уже указывалось, к настоящему времени накоплено достаточно данных, говорящих не только об отсутствии отрицательного действия, но и о благоприятном влиянии небольших доз азота на образование клубеньков и процесс азотофиксация. Этот вывод вытекает также и из названных опытов Эллос и Бартхоломью с меченым аммиаком, так как первая небольшая доза азота определенно стимулировала и в их опытах процесс азотофиксация. Интересно, что из всех изучавшихся этими авторами бобовых растений особое место заняла соя, которая не снижала процесса азотофиксация даже при максимальной в опыте дозе минерального азота. По-видимому, под эту ценнейшую бобовую культуру наиболее выгодно применять нормальные дозы азота в сочетании с нитрагинизацией семян.

Максимальная доза минерального азота, которая может быть использована под бобовые культуры без ущерба для процесса азотофиксация, будет различной в зависимости от условий, в частности от формы азота, особенностей отдельных бобовых культур, условий питания, освещения и т. д. Не последнюю роль должны играть здесь и особенности отдельных штаммов клубеньковых бактерий, их способность к прониканию в корни растений и сохранению высокой азотофиксирующей активности при разной степени обогащения этих корней азотом, заимствованным из почвы. Последнее обстоятельство приобретает значение в свете работ Чайлахяна и Мегробян (1945), показавших, что подавление образования клубеньков у бобовых растений при высокой дозе минерального азота обязано не влиянию азота, содержащегося во внешней среде, а влиянию азота, уже поглощенного и усвоенного растениями. К аналогичному выводу пришли и другие исследователи (MacConnell a. Bond, 1957), хотя в последнее время этот вопрос вновь подвергается ревизии (Raggio a. Raggio, 1962).

Так или иначе, изложенные выше экспериментальные данные говорят за то, что наиболее благоприятными условиями для возделывания бобовых культур, как в отношении их влияния на баланс азота в земледелии, так и в отношении улучшения качества кормов, следует считать такие, при которых ведущую роль в азотном питании этих растений играет симбиотрофная фиксация атмосферного азота. Отсюда вытекает исключительная важность инокуляции бобовых растений в полевой обстановке эффективными расами клубеньковых бактерий,

способными в наибольшей мере обеспечить как связывание атмосферного азота, так и повышение урожаев и улучшение качества бобовых культур.

ЛИТЕРАТУРА

- Букин В. Н. Витамины. Пищепромиздат, М., 1940.
- Мейсель М. Н. и Помощникова Н. А. Микробиологический метод определения пиридоксина (витамина В₆). Биохимия, 17, 593, 1952.
- Ратнер Е. И., Доброхотова И. Н. К познанию природы влияния витаминов на синтетическую активность корней при усвоении растением минерального азота. Докл. АН СССР, 122, 944, 1958; таблицы с исправленными опечатками опубликованы вторично в Докл. АН СССР, 132, 976, 1960.
- Ратнер Е. И., Смирнов А. М., Хуан Хун-шу, Ухина С. Ф. и Кузовкина И. Н. Усвоение аминокислот изолированными корнями люцерны и целыми растениями гороха в стерильной культуре. Физиол. растений, 11, 86, 1964.
- Турчин Ф. В. Новые данные о фиксации атмосферного азота в клубеньках бобовых растений. Почвоведение, 10, 14, 1959.
- Чайлахян М. Х. и Мегробян А. А. Влияние растворимых соединений азота на образование клубеньков на корнях бобовых растений. ДАН СССР, 48, 145, 1945.
- Шильникова В. К. Азотный состав пасоки растений гороха, бактеризованных расами клубеньковых бактерий различной эффективности. Известия АН СССР, сер. биол., 6, 840, 1962.
- Allos H. F. a. Bartholomew W. V. Replacement of Symbiotic fixation by available nitrogen. Soil Science, 87, 61, 1959.
- Butler G. W., Hulston J. R. a. Greenwood R. M. Preliminary note on the metabolism of bound γ -aminobutyric acid in root nodules of white clover plants. New Zealand Jour. of Sci., 4, 753, 1961.
- Mac Connell I. T. a. Bond G. A comparison of the effect of combined nitrogen on nodulation in non-legumes and legumes. Plant a. Soil, 8, 378, 1957.
- Mulder E. G., Bakema K. a. Van Veen W. L. Molybdenum in symbiotic nitrogen fixation and im nitrate assimilation. Plant a. Soil, 10, 319, 1959.
- Nutrition of the legumes. London, 1958.
- Raggio M. a. Raggio N. Root nodules. Ann. Rev. Plant Physiol., 13, 109, 1962.
- Wieringa K. T. Transport of amino-acids leguminous plants. Сб. «Nutrition of the legumes», London, 1958.
- Zelitch J., Wilson P. W. a. Burris R. H. The amino acid composition and distribution of N₂¹⁵ in soybean root nodules supplied with N₂¹⁵. enriched N₂. Plant Physiol., 27, 1, 1952.

ВЛИЯНИЕ МИКРОЭЛЕМЕНТОВ НА БОТАНИЧЕСКИЙ СОСТАВ ЛУГОВОГО ТРАВСТОЯ И НА СОДЕРЖАНИЕ БЕЛКА В РАСТЕНИЯХ

В. Ф. Корякина

Ботанический институт им. В. Л. Комарова АН СССР

В Советском Союзе накоплен большой опыт по применению микроэлементов на многолетних травянистых культурных растениях. Значительно меньше имеется литературных источников по

изучению действия отдельных элементов на травостой естественных лугов и пастбищ.

Впервые на возможность повышения продуктивности травостоя и улучшения его качества с помощью микроэлементов было указано Г. И. Запольским (1948) в условиях Ленинградской области. Применяемые им бор и медь, в виде внекорневой подкормки, на временно-избыточно-увлажненных суходолах и на осушенных низинных болотах не только повысили урожайность подземной массы, но и увеличили количество бобовых в травостое за счет растений из группы разнотравья.

Это было подтверждено А. Ф. Скрипченко (1958) в условиях Дальнего Востока, который проводил опыты по внекорневой подкормке естественных лугов бором, цинком, молибденом, марганцем и медью. Микроэлементы повысили урожай сена на 20—50%, способствовали лучшему развитию бобовых, содержание которых в травостое возросло вдвое за счет снижения группы разнотравья.

В. Я. Журовская (1961) в Латвийской ССР также получила улучшение качества травостоя естественных лугов от применения методом внекорневой подкормки бора, молибдена и меди.

Эти исследования по влиянию микроэлементов на травостой естественных лугов в основном содержат данные учета урожая, состава травостоя и его питательной ценности.

Сведения же о влиянии различных микроэлементов на характер роста и развития, а также на содержание белка в отдельных видах растений, составляющих травостой естественных лугов и пастбищ, в литературе отсутствуют.

Лаборатория микроэлементов Ботанического института им. В. Л. Комарова АН СССР проводит исследования по влиянию микроэлементов, внесенных методом внекорневой подкормки, на травостой естественных лугов. Изучалось влияние молибдена, бора и цинка на состав травостоя, на продуктивность, а также и на содержание в отдельных видах бобовых и злаковых растений белка.

Опыты были заложены на злаково-бобовых лугах с примесью разнотравья и на разнотравных суходольных лугах с примесью злаков и бобовых.

Почвы лугов дерново-слабоподзолистые, суглинистые, с pH 5—5.5.

Внекорневая подкормка давалась в виде молибденовокислого аммония, сернокислого цинка и борной кислоты из расчета 200 и 500 г/га при расходе 700 литров раствора на гектар.

В опыте 1961 года на злаково-бобовом участке внекорневая подкормка, внесенная в два приема весной (в фазу кушения основных компонентов травостоя и в фазу начала бутонизации), не оказала существенного эффекта на повышение продуктив-

ности надземной массы травостоя. От внесения молибдена повышение урожая за 2 укоса составляло 3 ц сена на гектар или 8,3%. Заметно увеличился урожай при подкормке молибденом вместе с цинком (на 4,5 ц/га или 12,5%) и бором в сочетании с цинком (на 9,7 ц/га или 27%).

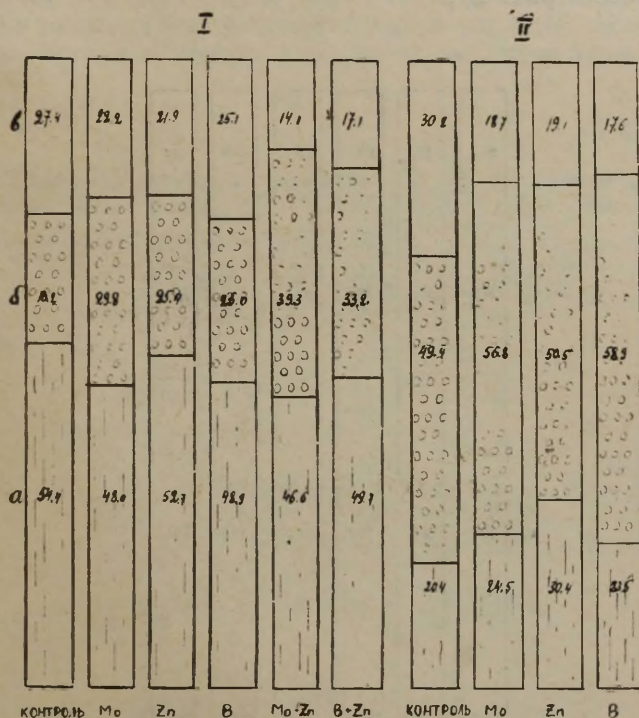


Рис. 1. Влияние микроэлементов на состав травостоя злаково-бобового луга (в % на воздушно сухое вещество). Опыт 1961 г. а — злаки, б — бобовые, в — разнотравье. I — 1 укос, II — 2 укос.

Качество травостоя заметно улучшилось за счет снижения группы разнотравья и увеличения группы бобовых (рис. 1). В основном укосе в злаково-бобовом травостое особенно возросла группа бобовых под влиянием молибдена и молибдена в сочетании с цинком (в два раза), а разнотравье значительно уменьшилось по сравнению с контрольным (неудобренным) травостоем. Не претерпевает особых изменений по весу группа злаков.

Травостой, образовавшийся после основного укоса (отава), оказался содержащим больше бобовых, чем травостой первого

укоса, но вес бобовых под влиянием молибдена, цинка и бора увеличился, а вес разнотравья уменьшился по всем опытным вариантам (рис. 1).

Последствие микроэлементов сказалось и на второй год после опрыскивания травостоя, состав которого улучшился за счет бобовых (рис. 2).

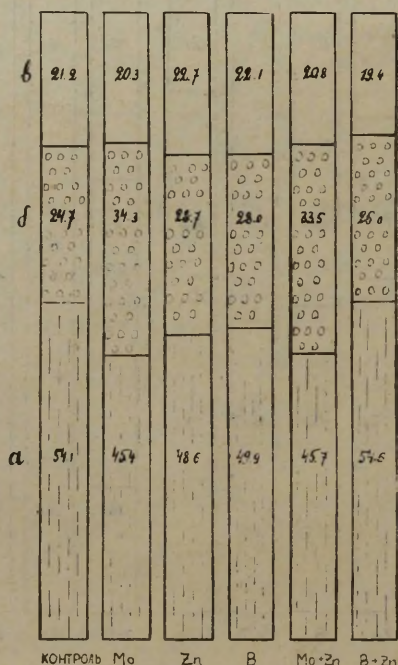


Рис. 2. Последствие микроэлементов на состав травостоя злаково-бобового луга (в % на воздушно сухое вещество) в 1962 г., на второй год после применения микроэлементов. а — злаки, б — бобовые, в — разнотравье.

Помимо обогащения травостоя бобовыми под влиянием микроэлементов было получено повышение содержания белка как в бобовых, так и в злаковых растениях. Положительное действие в этом отношении под влиянием молибдена, цинка и бора выявилось на клевере красном, чине луговой, мышином горошке и заборном горошке, а также на лисохвосте луговом и ежеборной.

Цинк и бор повысили процент белка в листьях всех бобовых, а молибден — в листьях клевера красного, мышиного и заборного горошков.

Особенно большой эффект в отношении повышения содержания белка был получен при совместном применении молибдена с цинком у всех видов бобовых. Бор в сочетании с цинком также повысил содержание белка в листьях клевера красного, мышиного и особенно заборного горошков (табл. 1).

Таблица 1

Влияние микроэлементов на содержание белка в бобовых растениях первого укоса в 1961 г. (в % на воздушно сухое вещество)

Варианты опыта	Клевер красный			Чина луговая		Мышиный горошек		Заборный горошек	
	листья	стебли	головки	листья	стебли	листья	стебли	листья	стебли
Контроль	13.12	7.68	13.62	15.37	6.87	15.18	8.93	15.93	9.81
Молибден	16.81	7.50	14.68	14.87	8.37	19.06	9.81	16.43	9.43
Цинк	15.93	7.18	14.87	18.18	8.37	16.43	10.31	16.31	9.43
Бор	14.31	6.62	15.75	17.12	10.50	17.81	9.25	17.12	8.93
Молибден + цинк	17.31	6.62	—	16.93	9.25	16.93	8.75	17.68	10.87
Бор + цинк	17.12	5.62	—	14.87	8.56	16.43	7.50	19.25	10.12

Повышение белковости в листьях всех бобовых и в стеблях мышиного и заборного горошков отмечено также у растений, отросших после скашивания основного укоса (табл. 2).

Таблица 2

Влияние микроэлементов на содержание белка в злаковых растениях первого укоса в 1961 г. (в % на воздушно сухое вещество)

Варианты опыта	Лисохвост луговой		Ежа сборная	
	листья	стебли	листья	стебли
Контроль	3,70	1,59	2,85	2,39
Молибден	5,41	3,19	4,78	3,64
Цинк	6,21	3,81	5,13	3,36
Бор	3,47	3,02	3,47	3,02

Внекорневая подкормка микроэлементами оказала положительный эффект и на злаки, увеличив процентное содержание белка в листьях и стеблях лисохвоста лугового и ежи сборной (табл. 2).

Таблица 3

Влияние микроэлементов на содержание белка в бобовых растениях второго укоса в 1961 г. (в % на воздушно сухое вещество)

Варианты опыта	Клевер красный		Чина луговая		Мышиный горошек		Заборный горошек	
	листья	стебли	листья	стебли	листья	стебли	листья	стебли
Контроль	16,43	7,50	16,06	11,18	13,31	9,06	12,43	12,25
Молибден	17,50	5,25	20,12	11,06	15,56	10,12	20,62	13,81
Цинк	18,93	5,06	18,68	—	17,75	10,50	23,06	—
Бор	17,12	3,68	19,25	8,93	16,43	12,25	21,87	12,25

На второй год после внесения микроэлементов на травостой луга было также получено увеличение белка в листьях, стеблях и соцветиях красного клевера по всем опытным вариантам и в листьях мышиного горошка — под влиянием молибдена, цинка и бора (табл. 4).

Таблица 4

Влияние микроэлементов на содержание белка в бобовых растениях первого укоса в 1962 (в % на воздушно сухое вещество)

Варианты опыта	Клевер красный			Мышиный горошек
	листья	стебли	головки	
Контроль	20,25	7,25	14,87	19,87
Молибден	21,75	8,56	18,69	20,37
Цинк	22,00	9,31	16,06	22,06
Бор	21,19	7,37	15,94	24,19
Молибден + цинк	21,06	7,87	15,87	19,94
Бор + цинк	20,56	8,06	19,12	21,81

Полученные результаты показывают высокую эффективность внекорневой подкормки микроэлементами особенно на улучшение качества травостоя естественных лугов и обогащение его белком, что ведет к значительному увеличению выхода белка с единицы площади.

Продуктивность надземной массы естественных лугов и состав травостоя также зависят в значительной степени от погодных условий. Так, вегетационный период 1962 года отличался большим количеством осадков, высокой почвенной влажностью. Такие условия благоприятствовали общему росту трав во всех опытных вариантах и заметному увеличению в составе трав-

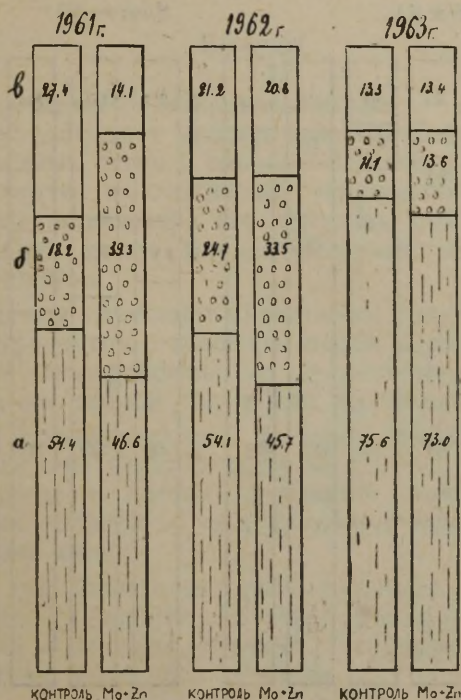


Рис. 3. Процентное соотношение ботанических групп травостоя (на воздушно сухое вещество) злаково-бобового луга в 1961—1963 гг.
а — злаки, б — бобовые, в — разнотравье.

стоя группы бобовых растений. В 1963 году, вследствие засухи, общий урожай, по сравнению с 1962 годом, значительно снизился, а в составе бобово-злакового травостоя произошли существенные сдвиги в сторону увеличения группы злаков, которая заняла главенствующее положение (выше 70%), а группа бобовых резко снизилась (рис. 3).

В 1963 году микроудобрения применялись на двух суходольных разнотравно-злаковых лугах. Молибден, бор, кобальт, молибден + кобальт, молибден + кобальт + бор, а также молибден + цинк, внесенные в виде внекорневой подкормки вес-

ной на травостой этих лугов, из-за засухи не дали почти никакого эффекта. Вследствие отсутствия влаги в почве бобовые растения прекратили рост, а роль злаков в этих травостоях сильно возросла. На этих участках произошли резкие изменения и в возрастном составе видов, слагающих ценоз. Многие

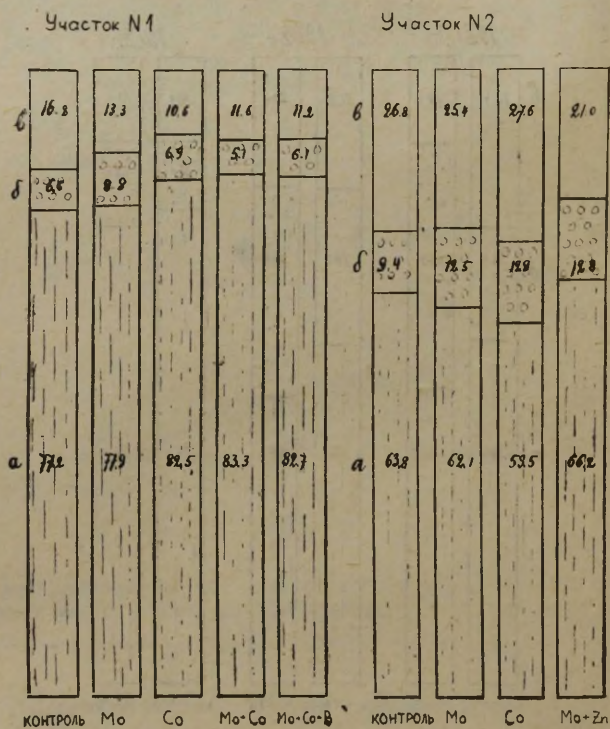


Рис. 4. Влияние микроэлементов на состав травостоя суходольных разнотравно-злаковых лугов (в % на воздушно сухое вещество). Опыт 1963 г. а — злаки, б — бобовые, в — разнотравье.

особи бобовых, как мышинный горошек, чина луговая, заборный горошек, не перешли в генеративную фазу и оставались в вегетативном состоянии в течение всего вегетационного периода. На одном из этих суходольных участков (№ 1) микроэлементы увеличили группу злаков за счет некоторого снижения разнотравья; на другом участке (№ 2) микроэлементы несколько увеличили количество бобовых, но группа разнотравья по весу почти не изменилась (рис. 4).

Этот опыт показывает, что применение микроэлементов на

суходольных лугах в засушливые годы не всегда может дать положительный эффект.

На участках же, расположенных на более пониженных местах рельефа, где влажность почвы была выше критической, внесение микроэлементов дало положительный результат, что нами наблюдалось на культурном злаково-бобовом пастбище в 1963 году.

Выводы

Внекорневое питание микроэлементами — молибденом, цинком и бором увеличивает процент участия бобовых трав в травостое естественных лугов и снижает процент разнотравья. Наилучшие результаты в отношении продуктивности надземной массы травостоя и качества его получены при совместном внекорневом питании двумя микроэлементами: бора с цинком и молибдена с цинком.

Микроэлементы улучшают качество не только основного травостоя, но и травостоя, отросшего после первого укоса, а также оказывают последствие на увеличение группы бобовых в травостое и на второй год после внесения микроэлементов.

Выявилось положительное действие молибдена, цинка и бора на содержание белка в листьях бобовых растений травостоя обоих укосов. В листьях и стеблях злаков — лисохвоста лугового и ежи сборной — под влиянием микроэлементов увеличился процент белка.

На второй год после подкормки травостоя микроэлементами также отмечено улучшение качества травостоя и увеличение процента белка в листьях, стеблях и соцветиях красного клевера и в листьях мышиного горошка.

Общий выход белка с единицы площади луга, удобренного микроэлементами, показал значительное его повышение по сравнению с неудобренным травостоем.

При применении внекорневой подкормки микроэлементами естественного травостоя лугов и пастбищ необходимо учитывать эколого-ботанические особенности отдельных видов или групп растений, их взаимоотношения, а также характер их реакции на отдельные факторы внешней среды.

В засушливые годы, особенно на суходольных лугах, влияние внекорневого питания микроэлементами на обогащение травостоя бобовыми проявляется значительно слабее. При этом происходят существенные изменения в составе травостоя. Следовательно, лучший эффект от внекорневой подкормки микроэлементами можно получить на тех естественных лугах и пастбищах, которые расположены в более пониженных местах рельефа.

Изучив влияние микроэлементов на отдельные виды бобовых и злаковых трав, можно регулировать внесением того или иного вида микроудобрения продуктивность и качество отдельного компонента или целых групп травостоя.

ЛИТЕРАТУРА

- Журовская В. Я. Действие микроэлементов — молибдена, меди и бора на урожай и качество многолетних трав на полях, лугах и пастбищах. Кн. «Микроэлементы и урожай», III, Изд. АН Латв. ССР, Рига, 1961.
- Запольский Г. И. Применение борных и медных микроудобрений на лугах. Сб. работ Ленингр. обл. с.-х. оп. ст., вып. 19, 20, Сельхозгиз, 1948.
- Скрипченко А. Ф. Применение микроудобрений методом внекорневой подкормки на лугах. Вопросы сельского и лесн. хоз. Дальнего Востока, вып. 2, 1958.

О НЕКОТОРЫХ ОСОБЕННОСТЯХ ВНУТРИКЛЕТОЧНОГО РАСПРЕДЕЛЕНИЯ ЦИНКА В ЛИСТЬЯХ ТОМАТОВ ПРИ РАЗЛИЧНОЙ ОБЕСПЕЧЕННОСТИ РАСТЕНИЙ ЦИНКОМ

А. В. Косицын

Ботанический институт им. В. Л. Комарова АН СССР

Сведения о внутриклеточной локализации отдельных микроэлементов и, в особенности, о химических соединениях, в составе которых микроэлементы находятся в тканях, представляют большой интерес для понимания их физиологической роли. Количество опубликованных работ, посвященных этой проблеме, не соответствует ее важности, особенно в отношении растительных объектов.

Имеются сведения о содержании в хлоропластах марганца, цинка, молибдена, железа и меди (Уатли, Ордин и Арнон, 1951), на основании которых указанные авторы делают вывод о преимущественном значении для деятельности хлоропластов последних двух микроэлементов. Железо обнаруживается в составе полиоксикислоты, являющейся одним из первичных продуктов фотосинтеза (Бойченко, Захарова, 1959). В составе флавопротеинов, также выделенных из фракции первичных продуктов фотосинтеза, эти авторы обнаружили марганец. Полученные ими данные об изменениях валентности железа и марганца в различных фракциях при изменении условий освещения позволяют сделать вывод об участии этих микроэлементов в окислительно-восстановительных процессах фотосинтеза. Значительную работу по изучению марганца проделали Власюк, Климовицкая

и Визирь (1959а, 1959б, 1960). Исследовалось содержание марганца в хлоропластах, в вакуолярном и плазменном соке различных растений, а также связь марганца с фракциями белков, экстрагируемых из растительного материала различными растворителями. Переход в раствор кобальта, меди, железа, марганца, молибдена, вольфрама и цинка при экстрагировании различными реагентами из листовой ткани томатов изучали Боуэй, Коуз и Чик (1962). Внутриклеточное распределение бора в листьях подсолнечника и фасоли и динамику его в условиях борной недостаточности исследовали Скок и Мак Илрат (1958). Имеются сведения о наличии высокомолекулярных соединений цинка в мицелии *Aspergillus* (Гезер, 1962).

В нашей лаборатории производились исследования внутриклеточного распределения цинка в листьях томатов (Косицын и Игошина). Основное внимание уделялось связи цинка с отдельными внутриклеточными структурами. Для их выделения применялась широко используемая в настоящее время методика дифференциального центрифугирования гомогената ткани в изотоническом растворе сахарозы. Было установлено, что со структурными элементами клетки и белками связано не более 20—30% находящегося в листьях цинка, причем наибольшим содержанием его среди субклеточных структур отличаются митохондрии (микросомная фракция при этих опытах не выделялась).

При работе по такой методике бесструктурная часть цитоплазмы растворяется, и все находящиеся в ней соединения цинка, равно как и цинк, связанный со структурами, по размерам уступающими митохондриям, оказались при наших опытах в надосадочном растворе. При осаждении из этого раствора белков сернокислой медью или танином с ними осаждается еще некоторое количество цинка, но, тем не менее, в растворе остается 70—80% общего цинка листовой ткани.

Так как в этом случае цинк, находящийся в цитоплазме, смешивается с цинком клеточного сока, представляло интерес определить эти фракции цинка раздельно. Было определено также содержание в клеточном соке высокомолекулярных соединений цинка. Опыты производились параллельно с растениями, получавшими нормальное количество цинка и испытывавшими его недостаток. Обсуждение результатов этих экспериментов и составляют содержание настоящей статьи.

Объектом исследования были томаты сорта 'Урожайный'. Растения выращивались с начала апреля по конец июля 1963 г. в водных культурах на питательном растворе Арнона. Вариант «+Zn» получал 50 мкг цинка на литр питательного раствора, вариант «-Zn» — 5 мкг/л. Для определения цинка использовался радиометрический метод с применением радиоактивного изотопа Zn^{65} . В питательный раствор добавлялся цинк, содер-

жащий этот изотоп, и весь цинк растений получал равномерную радиоактивную метку.

Для анализа брались 4—5 листьев растений в возрасте от 30 до 50 дней. К этому времени растения варианта «—Zn» обнаруживали сильные признаки недостаточности цинка. Они сильно отставали в росте, верхние листья их становились мелкими, согнутыми и приобретали сероватый оттенок. На листьях появлялись некротические пятна.

Собранные листья немедленно взвешивались и обрабатывались для выделения клеточного сока. Сок отжимался из них после 3—5-минутного плазмолиза в диэтиловом эфире и раздавливания в охлажденной ступке. Вместе с вакуолярным соком отжимается некоторое количество цитоплазмы, обуславливающей непрозрачность и зеленую окраску сока. Для ее удаления отжатый сок подвергался центрифугированию при 5500 g в течение 20—30 минут. Хлопья цитоплазмы при этом полностью осаждаются, и остается прозрачный, слегка коричневатый клеточный сок.

Так как наряду с процентным распределением цинка определялась в отдельных фракциях его концентрация, относимая к их сырому весу, осадок цитоплазмы после отделения клеточного сока взвешивался. Взвешивались также остатки ткани, из которых был отжат клеточный сок.

Содержание цинка в полученных препаратах определялось по их радиоактивности, измеренной на счетной установке Б-2. Препараты цитоплазмы и остатков ткани измерялись после их высушивания и прессования в таблетки. Определенный объем клеточного сока выпаривался для измерения его радиоактивности на алюминиевом диске. Для количественного определения цинка в каждом опыте было необходимо определить его удельную активность, так как, несмотря на все предосторожности, в растения попадал посторонний цинк и удельная активность меченого цинка, добавляемого в питательный раствор, не могла быть использована для расчетов. При отборе материала для анализа часть его, достаточная для определения цинка дитизиновым методом, отделялась, и в ней определялся общий цинк (Пейве, 1961). Дитизиновый экстракт с известным содержанием цинка испарялся на фильтровальной бумаге, из которой затем прессовалась стандартная таблетка для измерения радиоактивности. Полученные данные позволяли вычислить удельную активность в имп/мин на мкг цинка для используемых условий счета.

Условия измерений всех препаратов были по возможности одинаковыми. Если сохранить полную стандартность условий было невозможно, вводилась эмпирическая поправка, которая определялась путем измерения в соответствующих условиях равных количеств радиоактивного раствора.

Содержание цинка в пробах вычислялось путем деления их активности на удельную активность цинка соответствующего яруса листьев данного опыта.

Высокомолекулярные соединения цинка в клеточном соке определялись методом диализа через целлофановую мембрану. Внешним раствором являлся цитратный буфер с pH 6,55. Диализ продолжался до установления равновесия между внутренним и внешним растворами, что занимало при наших условиях диализа около 40 часов. После этого определялась активность известных объемов раствора по обе стороны мембраны. Разность между содержаниями цинка во внутреннем и внешнем растворах определяла количество цинка, входящего в состав высокомолекулярных соединений.

Полученные результаты отображены в табл. 1 и на рис. 1. Они представляют собой средние из 6 опытов, каждый из которых выполнен в двух повторностях.

Таблица 1

Содержание цинка в клеточном соке томатов

Вариант	Содержание Zn (в % от общего содержания в ткани)	Недиализуемый Zn (в % от содержа- ния в клеточном соке)
—Zn	29 ± 5	8 ± 2
+Zn	35 ± 3	7 ± 3

Общее содержание цинка в листьях составляло в варианте «—Zn» 10 ± 2 мкг и в варианте «+Zn» 16 ± 2 мкг на г сухого вещества.

Результаты опытов показывают, что в клеточном соке содержится 30—35% цинка клетки. Следовательно, цитоплазма также содержит значительные количества цинка, не связанного с ее структурными элементами. Количество высокомолекулярных соединений цинка в клеточном соке незначительно. В их составе находится 7—8% общего содержания цинка в клеточном соке.

Следует отметить, что выявленное распределение цинка напоминает распределение марганца в клеточном соке по данным Власюка, Климовицкой и Визирь (1959а). В вакуолярном клеточном соке сахарной свеклы они нашли 25—40% марганца от его общего содержания в ткани. В плазменном соке ими было найдено от 17 до 48% марганца. Эта величина также достаточно близка к полученной нами для цинка, входящего в состав цитоплазмы, но не связанного с определенными структурами.

Большой интерес для выяснения места локализации активного физиологического действия цинка представляют данные о его концентрации в различных фракциях ткани (рис. 1). Концентрация цинка наиболее высока в цитоплазме, где она в 3,5 раза превышает концентрацию цинка в клеточном соке. Так как с клеточным соком выжимается очень малая доля цитоплаз-

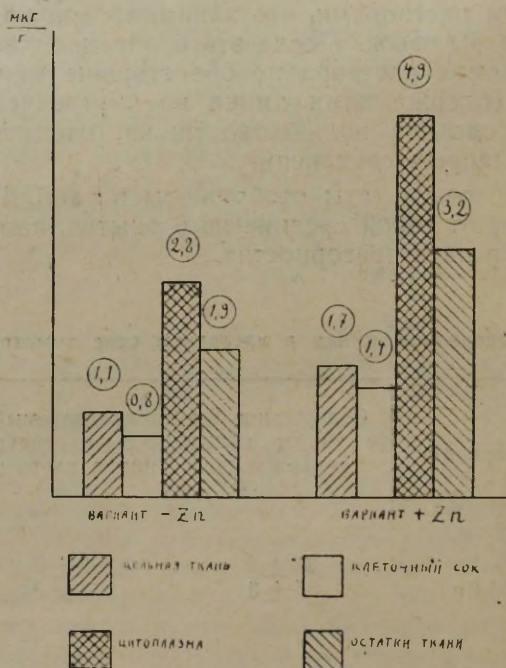


Рис. 1. Концентрация цинка в различных фракциях листовой ткани (в мкг на г сырой ткани).

мы и основная масса цинка удерживается остатками ткани, концентрация его в них также имеет значительную величину. Она меньше, чем у осадка цитоплазмы за счет присутствия клеточных оболочек, в которых содержание цинка на единицу веса невелико.

Эти данные позволяют предположить, что цинк активно включается в физиологические процессы, протекающие в цитоплазме. Непосредственное участие в физиологических процессах цинка клеточного сока менее вероятно, так как по сравнению с цитоплазмой его концентрация значительно меньше и только небольшая доля его находится в составе высокомолекулярных соединений. Тем не менее присутствие его в клеточном соке не-

обходимо для нормальной жизнедеятельности растения. На это указывает характер изменения его концентрации в клеточном соке и цитоплазме при недостатке цинка. Концентрация цинка в обеих фракциях уменьшается в равной степени, заметного перераспределения цинка в пользу цитоплазмы не происходит. Мало изменяется при этом и процентное содержание цинка в клеточном соке. Практически не увеличивается процентное содержание цинка в составе высокомолекулярных соединений, чем цинк в значительной степени отличается от бора (Скок и Мак Илрат, 1958).

Можно предполагать, что физиологически активные соединения цинка, вероятнее всего содержащие цинк ферменты, находятся в равновесии с ионным цинком, растворенным в водной фазе. Соотношение концентраций высокомолекулярного комплекса цинка и ионного цинка будет определяться в этом случае константой нестойкости комплекса, и любой сдвиг концентрации ионного цинка отразится на содержании высокомолекулярного комплекса.

Уменьшение концентрации ионного цинка вызывает усиленную диссоциацию физиологически активных соединений цинка и соответственное уменьшение их концентрации. Если эта концентрация уже не может обеспечить нормального протекания жизненных процессов, зависящих от содержащихся цинк соединений, жизнедеятельность растений нарушается. Этим, возможно, объясняется сохранение в клеточном соке определенного количества низкомолекулярных соединений цинка даже у растений, сильно страдающих от его недостатка.

Указанный механизм взаимодействия ионной и комплексно связанной форм цинка подчиняется физико-химическим закономерностям, и его объяснение не требует привлечения каких-либо специфических биохимических процессов. Однако существование их весьма вероятно и, возможно, такими процессами объясняется значительно более высокая концентрация цинка в цитоплазме по сравнению с находящимся в контакте с ней клеточным соком. Отчасти этот факт можно объяснить наличием в цитоплазме белковых соединений цинка, особенно если предположить, что весь цинк, входящий в состав внутриклеточных структур, также связан с белками, но возможность повышенной концентрации низкомолекулярных соединений цинка в водной фазе цитоплазмы не исключается. В этом случае необходимо допустить биохимический механизм переноса цинка через тонопласт против градиента концентрации. Если такой механизм существует, то возможности его ограничены, так как полного извлечения цинка из клеточного сока в условиях цинкового голодания растений он не обеспечивает.

Полученные экспериментальные данные недостаточны для

однозначного решения этой проблемы, и требуются дальнейшие исследования.

В заключение я считаю своим долгом поблагодарить проф. М. Я. Школьника за ценные указания и постоянное внимание к данной работе.

ЛИТЕРАТУРА

- Бойченко Е. А., Захарова Н. И. Железо и марганец в реакциях фотосинтеза. Физиол. раст. 6, вып. 1, 88, 1959.
- Власюк П. А., Климовицкая З. М., Визирь К. Л. О локализации марганца в некоторых клеточных структурах растений. Изв. АН СССР, сер. биол., вып. 3, 368, 1959а.
- Власюк П. А., Климовицкая З. М. О локализации марганца в различных клеточных структурах растений. Физиол. раст., 6, вып. 5, 560, 1959б.
- Власюк П. А., Климовицкая З. М., Визирь К. Л. Роль корневой системы в процессах передвижения и превращения марганца в растениях. Изв. АН СССР, сер. биол., вып. 6, 865, 1960.
- Косицын А. В., Игошина Т. И. Внутриклеточное распределение цинка в листовой ткани томатов. Физиол. раст. (в печати).
- Пейве Я. В. (ред.). Методические указания по определению микроэлементов в почвах и растениях. Изд. АН Латв. ССР, Рига, 1961.
- Bowen H. I., Cowse P. A., Thik J. The distribution of some inorganic elements in plant tissue extracts. J. Exptl. Bot., 13, v. 38, p. 257, 1962.
- Geser G. Untersuchungen an *Aspergillus niger* van Tieg über Zinkaufnahme und Aktivitätsveränderungen einiger Enzyme bei Zinkmangel. Arch. Mikrobiol. 41, v. 4, p. 408, 1962.
- Shok I., McIlrath W. I. Distribution of boron in cells of dicotyledonous plants in relation to growth. Plant Phys., 33, v. 6, p. 428, 1958.
- Whatley F. R., Ordin L., Arnon D. I. Distribution of micronutrient metals in leaves and chloroplast fragments. Plant Phys., 26, v. 2, p. 414, 1951.

СОДЕРЖАНИЕ ФОСФОРНЫХ СОЕДИНЕНИЙ ПРИ НЕДОСТАТКЕ ЦИНКА И ДРУГИХ МИКРОЭЛЕМЕНТОВ У ТОМАТОВ

Т. А. Парибок

Ботанический институт им. В. Л. Комарова АН СССР

При недостатке цинка обмен фосфора у растений нарушается (Reed, 1946; Парибок и Кузнецова, 1962). Наиболее характерно при этом резкое повышение содержания неорганического фосфата в тканях. Изменения в содержании соединений фосфора предшествуют появлению внешних признаков недостаточности цинка у томатов. По мере усиления цинковой недостаточности накопление неорганического фосфата увеличивается, а содержание органических форм фосфата снижается (Парибок и Кузнецова, 1962).

В задачу настоящей работы входило выяснить, является ли влияние недостатка цинка на содержание фосфорных соединений специфическим именно для этого микроэлемента. Для этого в опыт были включены варианты с недостаточностью меди, цинка и железа. Объектом опытов служили томаты сорта 'Урожайные'. Растения выращивали в водной культуре на питатель-



Рис. 1. Листья томатов в возрасте 48 дней. Варианты опыта (слева направо): контроль (полная питательная смесь); —Cu; —Zn.

ном растворе Арнона, приготовленном на бидистиллированной воде. Контрольные растения получали полную смесь микроэлементов в дозах (мг/л): Fe — 6,0; B — 0,5; Mn — 0,5; Cu — 0,02; Zn — 0,05; Mo — 0,01. В вариантах без цинка и меди соли очищали от примесей этих элементов с помощью дитизона. Полное исключение железа губительно для растений, поэтому его вносили в небольшом количестве — 0,1 от полной нормы, начиная с 15 дня опыта.

Признаки недостаточности отдельных микроэлементов появились в следующие сроки: хлороз — пожелтение молодых листьев от недостатка железа — на 15 день опыта; отставание в росте в высоту, мелколистность и скрученность листьев при недостатке цинка — на 22 день; отставание в росте в высоту, побеление и хрупкость листьев при недостатке меди — на 23 день опыта. На рис. 1 показаны листья томатов из разных вариантов опыта. Сухой вес растений представлен на рис. 2.

Для анализа растения брали на 26-ой и 32-ой день опыта, когда признаки недостаточности каждого из элементов были отчетливо выражены. Для определения фракций фосфорных сое-

динений свежие листья растирали с жидким кислородом, а затем кислоторастворимый фосфор экстрагировали трихлоруксусной кислотой. Неорганический фосфат выделяли из кислоторастворимой фракции изобутанолом (Weil-Malherbe & Green, 1951).

При недостатке цинка у томатов резко увеличивалось содержание неорганического фосфора в листьях; к 32 дню его коли-

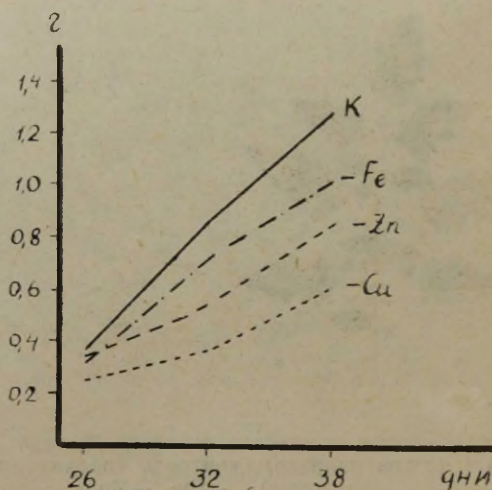


Рис. 2. Динамика сухого веса растения томатов в зависимости от обеспеченности микроэлементами. К — контроль.

чество составляло почти 400% по отношению к контролю (рис. 3). В отличие от недостаточности цинка, голодание по железу и меди не отразилось на содержании этой фракции фосфора. Общее содержание фосфора в тканях увеличивалось только при недостатке цинка; оно возрастало за счет минерального фосфата.

Наблюдаемые изменения не коррелировали со степенью страдания растений от недостатка элемента. Самыми угнетенными растениями как по внешнему виду, так и по накоплению органического вещества были томаты, не получавшие меди (рис. 2). Значительно меньше были угнетены растения при недостатке цинка, однако именно у них фосфорный обмен был нарушен сильнее всего.

По мере усиления цинковой недостаточности у томатов снижалось содержание органического кислоторастворимого фосфора, представленного в основном промежуточными продукта-

ми гликолиза (фосфорилированные сахара, кислоты и т. д.). Содержание этой фракции уменьшалось также при недостатке меди и железа.

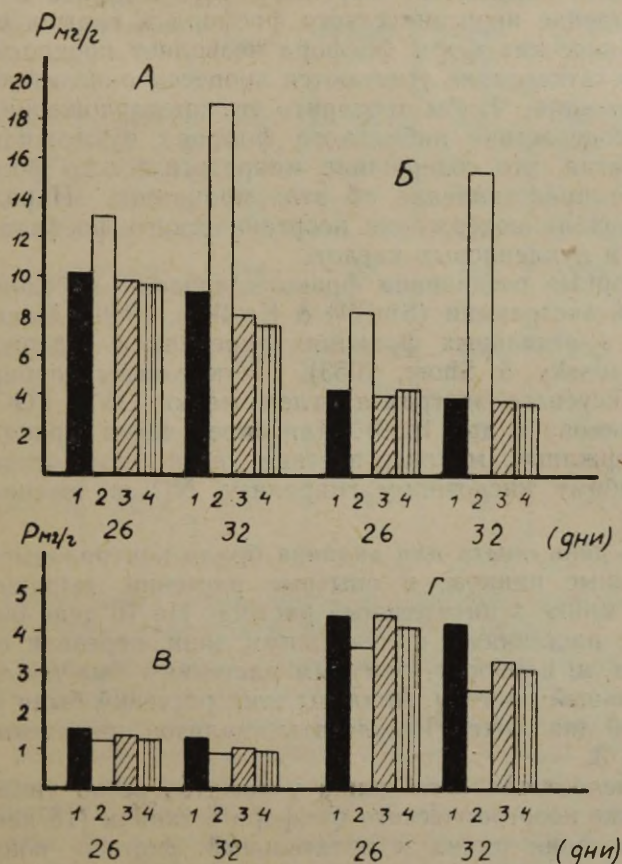


Рис. 3. Содержание форм фосфора в листьях томатов (мг/г сухого вещества): А — общий, Б — неорганический, В — органический кислоторастворимый, Г — кислотонерастворимый. 1 — контроль, 2 — недостаточность цинка, 3 — недостаточность железа, 4 — недостаточность меди.

При исключении цинка особенно сильно снижалось содержание фосфора кислотонерастворимой фракции, в которую входили фосфолипиды, нуклеиновые кислоты и фосфопротеины. По мере усиления недостаточности железа и меди содержание этой фракции фосфора также уменьшалось, но меньше, чем при недостаточности цинка.

Таким образом, исключение цинка из питательного раствора приводило к определенным специфическим изменениям в метаболизме фосфора в растении. При этом особенно характерным было резкое повышение неорганического фосфата в тканях.

Накопление неорганического фосфора и снижение содержания органических форм фосфора позволяет предположить, что при недостатке цинка угнетаются процессы окислительного фосфорилирования. Чтобы проверить это предположение, мы определили содержание лабильного фосфора нуклеотидной фракции, полагая, что содержание макроэргического фосфата дает некоторое представление об этих процессах. Наряду с этим анализировали содержание неорганического фосфата, фосфора липидов и нуклеиновых кислот.

Фосфорные соединения фракционировали методом последовательной экстракции (Smillie & Krotkov, 1960). После минерализации в отдельных фракциях определили содержание фосфора (Taussky & Shorr, 1953). Нуклеотиды сорбировали из трихлоруксусного экстракта углем марки ОУД ГОСТ 4453-48 (Котельникова и др., 1959). Для определения фракции фосфатов, содержащих макроэргические связи, нуклеотиды подвергали слабому кислотному гидролизу NCl в течение 10 мин. при 100° .

На 15 день опыта для анализа брали контрольные растения, обеспеченные цинком, и опытные растения, выращенные без внесения цинка в питательный раствор. На 16 день опыта часть сосудов с растениями, получавшими цинк, перевели на раствор без цинка, и, наоборот, опытным растениям был добавлен цинк в питательный раствор. Анализы этих растений были проведены на 24 и 30 дни опыта. Результаты анализов приведены в табл. 1 и на рис. 3.

При недостаточности цинка у томатов резко увеличивалось содержание неорганического фосфора в тканях (15 день опыта). После внесения цинка в питательный раствор концентрация неорганического фосфора в листьях снижалась (24 день). При исключении цинка она, наоборот, увеличивалась (30 день). Сильно зависело от обеспеченности цинком и содержание фосфора нуклеотидов. При цинковом голодании уменьшалось как общее содержание фосфора в нуклеотидной фракции, так и содержание лабильного фосфора, представленного макроэргическим фосфором нуклеотид.

Недостаток цинка приводил также к снижению содержания фосфора липидов и в особенности нуклеиновых кислот (табл. 1). Также по литературным данным у других объектов — листья апельсина (Kessler & Monselise, 1959) и эвглены (Price, 1962) — содержание нуклеиновых кислот и белка при недостатке цинка падало. Основываясь на этих данных, Шнайдер и Прайс (Schneider & Price, 1962) предположили, что торможение роста

Таблица 1

Содержание фосфора в листьях томатов (в мкг/г сухого вещества)

Дни опыта	Вариант	Неорганический Р	Нуклеотидный Р			Липидный Р	Нуклеиновый Р
			общий	лабильный	стабильный		
15	+Zn	6470	213	62	151	1220	2720
	-Zn	18740	166	47	119	920	1540
24	-Zn	16550	184	32	152	795	2120
	-Zn → +Zn	6730	219	51	168	870	3060
30	+Zn	4820	149	29	120	754	2620
	+Zn → -Zn	10240	101	16	85	543	1070

при недостатке цинка объясняется нарушением синтеза РНК и, как его следствие, угнетением белкового синтеза.

Почему при недостатке цинка снижается этерификация поглощаемого фосфора, пока сказать трудно. Для того, чтобы найти объяснение этому, рассмотрим некоторые данные, полученные в основном на плесневых грибах. Можно думать, что высокое накопление неорганического фосфора связано с нарушением процесса гликолиза. Действительно, при недостатке цинка угнетаются некоторые ферменты гликолиза: гексокиназа, катализирующая образование гексозо-6-фосфата (Medina & Nicholas, 1957), и альдолаза, расщепляющая гексозофосфат на две молекулы фосфотриоз (Quinlan-Watson, 1951). Кроме того, подавляется декарбоксилирование пировиноградной кислоты (Foster & Denison, 1950), а это может привести к торможению дальнейших превращений в цикле Кребса. Помимо этого нарушение окислительного фосфорилирования может быть связано с угнетением дегидрогеназ, в структуру которых входит цинк, а также с изменением активности ферментов, участвующих в обмене пиридиннуклеотидов (Price, 1962a; Price & Millar, 1962; Nicholas & Goodman, 1958). Снижение же уровня макроэргических фосфорных соединений, в свою очередь, приводит к угнетению синтезов нуклеиновых кислот и белка.

Выводы

1. Использование фосфора, поглощаемого томатами из питательной среды, зависит от обеспеченности растений цинком. Недостаток цинка в отличие от недостаточности железа и меди приводит к значительным специфическим изменениям в метаболизме фосфора в растении.

2. При недостаточности цинка резко увеличивается накопление неорганического фосфора в тканях, снижается содержание нуклеотидов с макроэргическими связями и угнетается синтез других фосфорорганических соединений.

3. Внесение цинка в питательный раствор усиливает процессы этерификации фосфора в растении. При этом восстанавливается нормальный уровень нуклеотидов и синтез других фосфорорганических соединений.

ЛИТЕРАТУРА

- Котельникова А. В., Доведова Е. Л. и Соломатина В. В. Разделение аденозинфосфорных кислот при помощи отечественных анионитов. Биохимия, т. 24, в. 2, 1959.
- Парибок Т. А. и Кузнецова Г. Н. Фосфатазы и некоторые формы фосфора у томатов при недостатке цинка. Микроэлементы в сельском хозяйстве и медицине. Тез. докл. IV Всес. сов., Изд. УАСХИ, Киев, 1962.
- Foster J. W. a. Denison F. W. Role of zinc metabolism. Nature, v. 166, N 4228, 1950.
- Kessler B. a. Monselise S. P. Studies on ribonuclease, ribonucleic acid and protein synthesis in healthy and zinc-deficient citrus leaves. Physiol. Plantarum, v. 12, N I, 1959.
- Medina A. a. Nicholas D. J. D. A zinc-dependent hexokinase from *Neurospora crassa*. Nature, v. 179, N 4550, 1957.
- Nicholas D. J. D. a. Goodman T. The effect of deficiencies of zinc and iron on some enzyme systems in *Neurospora*. J. Exp. Bot., v. 9, N 25, 1958.
- Price C. A. RNA synthesis, zinc deficiency, and the kinetic of growth. Plant Physiol., v. 37, Suppl., 1962.
- Price C. A. A zinc-dependent lactate dehydrogenase in *Euglena gracilis*. Biochem. J., v. 82, N I, 1962a.
- Price C. A. a. Millar E. Zinc, growth and respiration in *Euglena*. Plant Physiol., v. 37, N 3, 1962.
- Quinlan-Watson T. A. F. Aldolase activity in zinc-deficient plants. Nature, v., 167, N 4260, 1951.
- Reed H. S. Effect of zinc deficiency on phosphate metabolism of the tomato plant. Amer. J. Bot., v. 33, N 10, 1946.
- Schneider E. a. Price C. A. Decreased RNA levels: a possible cause of growth inhibition in zinc deficiency. Biochem. et Biophys. Acta, v. 55, N 3, 1962.
- Smillie R. M. a. Krotkov G. The estimation of nucleic acids in some algae and higher plants. Canad. J. Bot., v. 38, N I, 1960.
- Taussky H. a. Shorr W. A microcolorimetric method for the determination of inorganic phosphorus. J. Biol. Chem., v. 202, N 2, 1953.
- Weil-Malherbe H. a. Green R. H. The catalytic effect of molybdate on the hydrolysis of the phosphate bonds. Biochem. J., v. 49, N 3, 1951.

О ВЛИЯНИИ НЕКОТОРЫХ МИКРОЭЛЕМЕНТОВ НА ФЕРМЕНТАТИВНЫЕ ПРОЦЕССЫ В БОЛЬНОМ РАСТЕНИИ

Х. Э. Карис

Таллинский ботанический сад АН ЭССР

В литературе имеется много данных о влиянии микроэлементов на ферментативные процессы, происходящие в растительных организмах. Особенно большое внимание уделяется этому вопросу в последний период.

Несмотря на это, многие вопросы указанной проблемы изучены еще недостаточно. Одним из таких «забытых» вопросов является выяснение влияния микроэлементов на ферментативные процессы, происходящие в больных растениях. Выяснение роли микроэлементов в болезнеустойчивости растений возможно лишь путем детального изучения тех процессов, которые происходят при заражении в растительных клетках.

Болезнеустойчивость представляет собою сложное явление, которое определяется многими биохимическими свойствами растения. Та или иная степень болезнеустойчивости возникла в результате взаимодействия физиологических и биохимических свойств растения и паразита в эволюционном процессе при определенных конкретных условиях. Нарушая отношения между ними, можно вызвать повышение болезнеустойчивости. Легче всего это достигается изменением режима питания растений.

Рубин и Арциховская (1948) рассматривают болезнеустойчивость как активный физиологический процесс, придавая при этом большое значение окислительной системе растения и скорости протекания окислительных процессов. Этой точки зрения придерживаются и другие авторы (Кокин, 1948; Sanwal, 1956 и др.).

Многие исследователи пытаются связать устойчивость растений с активностью отдельных окислительных ферментов. Накоплено большое количество фактических данных, но они весьма противоречивы. Например, некоторые ученые обнаружили, что пероксидаза в клетках тем активнее, чем устойчивее растения (Гречушников, 1939; Кокин, 1948; Фаркаш и Кираль, 1956 и др.), тогда как другие исследователи доказывают противоположное (Нилова и Рашевская, 1952; Шумиленко, 1953; Демьенева, 1957 и др.).

Все эти данные получены при определении активности окислительных ферментов в тканях здоровых растений.

В настоящее время установлено, что при помощи ферментов растения могут обезвреживать токсины, выделяемые паразитами, путем их окисления до безвредных продуктов (Sanwal, 1956). Паразиты, наоборот, своими токсинами подавляют активность окислительных ферментов. Сила воздействия токсинов

определяется главным образом свойствами ферментов. Однако не менее важны и свойства токсинов, так как в природе весьма часто растение оказывается устойчивым к одному паразиту, но восприимчивым к другому.

Из окислительных ферментов, по данным Рубина и Арциховской (1960), пероксидаза и полифенолоксидаза значительно более устойчивы к токсинам паразитов, чем аскорбиноксидаза и цитохромоксидаза. Здесь необходимо подчеркнуть, что активность окислительных ферментов в здоровых тканях совсем иная, чем в пораженных клетках. Значит, для того, чтобы связать болезнеустойчивость растений с активностью окислительных ферментов, нужно производить определение активности отдельных ферментов не в здоровых тканях, а в больном растении.

Нас интересовал вопрос о влиянии микроэлементов на активность пероксидазы и полифенолоксидазы в больном растении.

Первые данные мы получили уже в 1957 году. Нами было проведено два полевых опыта с томатами в учхозе ЭСХА «Раади». Семена томатов намачивались в растворах солей микроэлементов (марганец, медь, бор, молибден), и этими же растворами растения опрыскивались в открытом грунте. В листьях томатов определяли активность пероксидазы по микрометоду Михлина и Бронувицкой.

Выяснилось, что активность пероксидазы в листьях томатов увеличивалась при пользовании всеми микроэлементами, но особенно под влиянием меди и марганца у сильно пораженных септориозом (*Septoria lycopersici* Speg.) растений. Под влиянием меди и марганца повышалась и устойчивость томатов к септориозу.

В 1962 году проводилось более подробное изучение данного вопроса на двух полевых опытах, заложенных в учхозе ЭСХА «Раади». В первом опыте рассаду сахарной свеклы опрыскивали два раза 0,02% растворами H_3BO_3 и $(NH_4)_2MoO_4$, 0,05% раствором $KMnO_4$ и водой (контроль).

В листьях свеклы, пораженной фомозом (*Phoma betae* Frank), определяли активность пероксидазы и полифенолоксидазы по микрометоду Михлина и Бронувицкой. Активность ферментов изучалась в зонах, расположенных на разном расстоянии от места инфекции. Результаты опыта приведены в таблице 1.

Из данных таблицы 1 видно, что активность окислительных ферментов значительно зависит от удаленности места инфекции. Выяснилось, что активность пероксидазы и полифенолоксидазы увеличивалась под влиянием марганца и молибдена, особенно в местах, расположенных в непосредственной близости с инфицированным грибом клетками.

Таблица 1

Влияние микроэлементов на активность окислительных ферментов в листьях сахарной свеклы, пораженной фомозом

Варианты опыта	Расстояние от места инфекции (в см)	Активность ферментов (в мл 0,01 N иода на 1 г сырого вещества)	
		пероксидазы	полифенолоксидазы
Контроль	0,0—0,5	2,27	1,36
	0,5—1,5	0,55	0,54
	1,5—2,5	1,87	0,18
Марганец	0,0—0,5	7,56	1,03
	0,5—1,5	4,71	0,52
	1,5—2,5	3,23	0,50
Бор	0,0—0,5	3,00	0,70
	0,5—1,5	1,81	0,14
	1,5—2,5	2,71	0,19
Молибден	0,0—0,5	5,77	1,54
	0,5—1,5	6,09	0,61
	1,5—2,5	2,88	0,34

Во втором опыте, который провели также в учхозе ЭСХА «Раади», изучалось влияние микроэлементов на активность окислительных ферментов лука, зараженного *Pernospora destructor* Casp.

Растения опрыскивались два раза 0,02% раствором KMnO_4 и водой (контроль). В листьях определили активность пероксидазы и полифенолоксидазы по ранее указанной методике.

Результаты опыта приведены в таблице 2.

Выяснилось, что в тканях больного растения, зараженного ложной мучнистой росой, активность пероксидазы ниже, а активность полифенолоксидазы выше, чем в тканях здорового растения.

Особенно заметное увеличение активности полифенолоксидазы наблюдалось при заражении в варианте с бором.

В 1963 году мы заложили в Таллинском ботаническом саду АН ЭССР полевой опыт с дельфинумом Маака (*Delphinium Maackianum* Rgl.), который обычно сильно страдает от мучнистой росы (*Erysiphe nitida* (Wallr.) Rabnh.)

Растения опрыскивали два раза 0,02% растворами H_3BO_3 , CuSO_4 и водой (контроль).

В листьях растений, зараженных мучнистой росой, определяли активность окислительных ферментов (табл. 3).

Таблица 2

Влияние микроэлементов на активность окислительных ферментов в листьях лука, зараженного *Pernospora destructor* Casp.

Варианты опыта	Расстояние от места инфекции (в см)	Активность ферментов (в мл 0,01 N иода на 1 г сырого вещества)	
		пероксидазы	полифенолоксидазы
Контроль	0	3,89	1,58
	0,0—0,5	4,88	1,81
	0,5—1,5	3,21	1,66
	1,5—2,5	4,52	1,19
Марганец	0	7,12	3,04
	0,0—0,5	8,51	2,89
	0,5—1,5	8,83	2,94
	1,5—2,5	9,25	2,17
Бор	0	3,88	2,82
	0,0—0,5	5,25	1,90
	0,5—1,5	4,77	1,58
	1,5—2,5	5,98	0,80

Таблица 3

Влияние микроэлементов на активность окислительных ферментов в листьях дельфинума, зараженного мучнистой росой

Варианты опыта	Расстояние от места инфекции (в см)	Активность ферментов (в мл 0,01 N иода на 1 г сырого вещества)	
		пероксидазы	полифенолоксидазы
Контроль	0	1,72	3,75
	0,0—0,5	1,83	1,00
	0,5—1,5	1,82	1,25
Бор	0	1,78	2,25
	0,0—0,5	1,78	2,25
	0,5—1,5	1,79	2,00
Медь	0	1,61	6,50
	0,0—0,5	1,73	3,50
	0,5—1,5	1,78	2,25

Выяснилось, что в пораженных тканях активность пероксидазы и полифенолоксидазы выше, чем в здоровых тканях. Особенно отчетливо это отмечалось в варианте с медью, под влиянием которой повышалась и болезнеустойчивость растений.

Резюмируя приведенные данные, можно сделать следующие общие выводы:

1) влияние микроэлементов на активность окислительных ферментов неодинаково в тканях зараженных и здоровых растений, причем микроэлементы увеличивают устойчивость ферментов к действию некоторых токсинов паразитов.

2) изменение активности окислительных ферментов при заражении зависит от использованных микроэлементов и от свойств токсинов паразитов.

Рассматриваемая проблема нуждается в дальнейшем углубленном изучении.

ЛИТЕРАТУРА

- Гречушников А. И. Значение пероксидазы в иммунитете к фитофторе. Докл. АН СССР, 25, 1939.
- Дементьева М. И. Комплексный иммунитет и физиолого-биохимические особенности сортов крыжовника. Докл. Моск. с.-х. акад. им. К. А. Тимирязева, вып. 29, 1957.
- Кокин А. Я. К изучению природы устойчивости различных сортов картофеля. Уч. зап. Карело-Финского гос. ун-та, биол. науки, т. 3, 1948.
- Нилова В. П., Рашевская В. Ф. О влиянии некоторых химических элементов на иммунологические свойства растений. Сб. Микроэл. в жизни раст. и животных. Изд. АН СССР, 1952.
- Рубин Б. А., Арциховская Е. В. Биохимическая характеристика устойчивости растений к микроорганизмам. Изд. АН СССР, М., 1948.
- Рубин Б. А., Арциховская Е. В. Биохимия и физиология иммунитета растений. Изд. АН СССР, М., 1960.
- Фаркаш Г. Л., Кираль З. Изучение энзимологии больного растения в связи с устойчивостью его к микроорганизмам. Изд. АН СССР, сер. биол., № 5, 1956.
- Шумиленко Е. П. О влиянии некоторых микроэлементов на устойчивость растений. Земледелие, № 5, 1953.
- Sanwal B. D. Investigations on the metabolism of *Fusarium lycopersici* Sacc. with the aid of radioactive carbon. Phytopathol. Z., 25, N 4, 1956.

О ДИАГНОСТИКЕ ПИТАНИЯ СЕЯНЦЕВ СОСНЫ ОБЫКНОВЕННОЙ ПО ДАННЫМ ХИМИЧЕСКОГО АНАЛИЗА ХВОИ

В. Поргасаар

Институт зоологии и ботаники АН ЭССР

Для определения обеспеченности растений питательными веществами обыкновенно пользуются данными почвенных анализов. Недостатком при этом является то обстоятельство, что ни один из до сих пор известных способов выделения почвен-

ной вытяжки не позволяет получить данные о тех количествах питательных веществ, которые действительно доступны в почве для растений. Особенно значительные затруднения возникают при использовании результатов анализа почв для определения степени обеспеченности питательными веществами древесных пород, которые способны вследствие свойственной им микотрофности усваивать питательные элементы из труднодоступных минеральных и органических соединений.

Использование результатов почвенных анализов для диагностики питания растений затрудняется также наличием явления антагонизма между ионами. Вследствие этого данные анализа почв могут показывать достаточное содержание элементов питания, тогда как в действительности растения могут испытывать недостаток в них.

Следовательно, необходимо пользоваться такими методами определения, при которых анализу подвергалось бы само растение. В настоящее время таким общепризнанным методом является метод листовой диагностики. Лунденгорд (1954) утверждает, что посредством одного лишь указанного метода представляется возможным определить действительную, т. е. физиологическую, усвояемость питательных веществ растениями.

Исследованиями многих авторов (Mitchell, 1939; Tamm, 1954, 1956; Wittich, 1958; Leyton, 1958, Wehrmann, 1959, Ingestad, 1957, 1959, 1960; Щербаков, 1961 и др.) показано, что степень обеспеченности лесных древесных пород питательными веществами может быть также определена путем химического анализа органов ассимиляции, т. е. листьев или хвоя.

Однако для того, чтобы по данным анализа химического состава ассимиляционных органов произвести оценку питания растений, необходимо, прежде всего, выяснить, какая зависимость существует между химическим составом исследуемого органа, запасами в почве питательных веществ и ростом растений.

В настоящей статье рассматриваются данные, характеризующие указанную зависимость у семян сосны обыкновенной в целях способствовать разработке метода диагностики их питания по данным химического анализа хвои.

Различные уровни питания для семян сосны в наших опытах создавались путем внесения удобрений. Для проведения опытов выбирались наименее обеспеченные питательными веществами для произрастания сосны места — безлесный верховой торфяник и верещатник.

Опыты с удобрением были заложены в апреле и мае 1962

* Верхний 20-сантиметровый слой был представлен малоразложившимся сфагновым торфом зольностью 3%, pH_{KCl} — 2,8. Валовое содержание N — 0,58%, P_2O_5 — 120, K_2O — 70 и CaO — 400 мг в 100 г почвы; содержание лактатно-растворимых форм P_2O_5 — 11,0 и K_2O — больше 40 мг в 100 г почвы.

года на осушенном безлесном верховом торфянике* в Пярнуском лесхозе и на типичной подзолистой почве верещатника в Таллинском лесхозе Эстонской ССР. Величина опытной делянки в обоих местах составляла 1×2 м. Повторность опытов на верховом торфянике была 4-кратная, на верещатнике — 3-кратная. На опытных делянках верхового торфяника снимался верхний живой сфагновый слой; на верещатнике удаляли верхний (A_0) горизонт, и семена высевались в A_2 -горизонт**. Использовались следующие нормы удобрений (из расчета действующего вещества на га): для обоих опытов N — 52 кг, P_2O_5 — 95 кг, K_2O — 100 кг (на верховом торфянике) и 120 кг (на верещатнике). Удобрения вносились в виде аммиачной селитры, суперфосфата и хлористого калия. Норма внесения известки на верховом торфянике для всех вариантов составляла 21,5 ц и на верещатнике — 15 ц/га. Кроме указанных основных удобрений вносились еще Mg, B, Mn и Cu.

Опыты были прекращены в октябре 1962 года. Для анализов брались с каждой опытной делянки по 30 семян, определялся их воздушно сухой вес, а в хвое определялось по методу Гинзбург и Щегловой (1960) содержание N, P и K.

Из проведенных опытов на торфянике выясняется эффективное влияние NP удобрений на рост семян сосны (табл. 1). При использовании этих удобрений в отдельности положительного влияния не отмечалось. Эти данные свидетельствуют о том, что на торфянике сосна ощущает острый недостаток азота и фосфора.

Таблица 1

Влияние минеральных удобрений на рост и содержание N, P и K в хвое однолетних семян сосны на верховом торфянике

№ варианта	Варианты опыта	Сухой вес 100 семян (г)	Содержание в % к сухому веществу		
			N	P	K
1	$N_0P_0K_0$	3,3	0,93	0,11	0,81
2	$N_1P_1K_1$	18,5	2,10	0,30	1,23
3	$N_1P_1K_0$	18,0	2,22	0,30	1,05
4	$N_1P_1K_{1/2}$	18,2	2,22	0,30	1,24
5	$N_1P_0K_1$	6,2	2,04	0,07	0,92
6	$N_1P_{1/2}K_1$	18,2	2,36	0,28	1,14
7	$N_0P_1K_1$	3,6	1,00	0,20	0,98
8	$N_{1/2}P_1K_1$	12,8	1,71	0,27	1,17

** Характеристика горизонта A_2 : мощность горизонта — 12 см, темно-серый средний песок; pH_{KCl} — 3,8; валовое содержание N — 0,020%, P_2O_5 — 6,2 и K_2O — 75 мг в 100 г почвы; содержание лактатно-растворимых форм P_2O_5 — 1 мг и K_2O — 0 мг в 100 г почвы.

На верещатнике внесение удобрений оказалось менее эффективным (табл. 2), чем на торфянике. Следует иметь в виду, что рост растений, помимо запасов питательных веществ в почве, зависит еще от многих других факторов и особенно от режима влажности почвы, в отношении которого торфяник и верещатник значительно различаются. Как на торфянике, так и на верещатнике наиболее эффективным оказалось использование азотных удобрений. Исползованная в опытах полная норма азотных удобрений (52 кг/га) оказывала на рост сеянцев сосны уже отрицательное влияние. На верещатнике внесение фосфорных удобрений оказывало положительное влияние, но в меньшей степени, чем на торфянике. Неэффективным на обеих почвах было калийное удобрение.

Таблица 2

Влияние минеральных удобрений на рост и содержание N, P и K в хвое однолетних сеянцев сосны на верещатнике

№ варианта	Варианты опыта	Сухой вес 100 сеянцев г	Содержание в % к сухому веществу		
			N	P	K
1	N ₀ P ₀ K ₀	3,6	1,01	0,13	0,65
2	N ₁ P ₁ K ₁	7,6	1,99	0,22	1,00
3	N ₁ P ₁ K ₀	7,8	2,90	0,28	0,55
4	N ₁ P ₁ K _{1/2}	8,6	2,05	0,20	0,80
5	N ₁ P ₀ K ₁	5,5	2,22	0,09	0,84
6	N ₁ P _{1/2} K ₁	6,6	2,07	0,17	0,86
7	N ₀ P ₁ K ₁	2,8	1,11	0,22	1,10
8	N _{1/2} P ₁ K ₁	10,7	1,81	0,21	1,05

Из данных химического состава хвои (табл. 1 и 2) выясняется, что с повышением содержания одного элемента питания в почве (без изменения содержания других) возрастает его содержание также в хвое. Так, содержание азота в хвое при использовании азотистых удобрений повышалось на торфянике с 1,00 до 2,10% и на верещатнике — с 1,11 до 1,99%; содержание фосфора — соответственно с 0,07 до 0,30% и с 0,09 до 0,22%, калия — с 1,05 до 1,34% и с 0,55 до 1,00%.

Кроме того, из результатов данных опытов выясняется, что на концентрацию того или иного элемента в хвое оказывает влияние не только его содержание в почве, но также и содержание остальных элементов. Так, в вариантах за №№ 2—6 количество азота в почве было одинаковым, однако в хвое сеянцев на торфянике концентрация азота колебалась в пределах 2,04—2,36%, а на верещатнике в еще больших пределах — 1,99—2,90%. Содержание фосфора и калия в хвое также зави-

сит от содержания других элементов в почве. Следовательно, химический состав хвои не всегда соответствует абсолютному содержанию элементов питания в почве, но зависит также и от их соотношения. К такому же выводу пришли в своих работах также Хахлин (1959), Виттих, Фидлер, Краусс (1960), Вилл (1961) и др.

Приведенные данные показывают, что методом химического анализа хвои можно также пользоваться для выяснения взаимодействия между питательными веществами.

Для определения по данным химического анализа хвои степени обеспеченности сеянцев сосны питательными веществами, необходимо было выяснить зависимость между содержанием в хвое питательных веществ и ростом сеянцев. Следовало также найти для каждого питательного элемента тот уровень его содержания, при котором потребность сеянцев в нем считается полностью удовлетворенной. При подобной концентрации питательных элементов в хвое, получившей название оптимальной или критической концентрации, дополнительная дача этих же элементов сеянцам в составе удобрений не приводит к дальнейшему усилению их роста.

Нахождение критической концентрации питательных элементов у сеянцев сосны многими исследователями (Gast, 1936—37, Süchting, 1942, Böszörményi, 1958, Ingestad, 1960) проводилось методом вегетационных опытов. Данными исследованиями было выяснено, что возрастание содержания необходимого питательного элемента в хвое до оптимальной концентрации сопровождается усилением роста сеянцев; дальнейшее увеличение концентрации обусловлено уже ослаблением их роста.

Указанными опытами было показано, что оптимальная концентрация для азота колеблется в пределах 1,8—3,0% и для фосфора — 0,20—0,30%. Относительно величины этого показателя для калия литературные данные немногочисленны. Ингестад (1960) считает оптимальной концентрацией для калия 0,9%, а Зюхтинг (1942) — 0,33—0,83%.

Несоответствие приводимых различными авторами данных относительно критических концентраций питательных элементов, по-видимому, обуславливается тем, что уровень снабжения подопытных растений питательными веществами и условия проведения опытов были неодинаковы.

В литературе находим указания на то, что оптимальные концентрации не являются постоянными величинами. Лейтон (1960) отмечает, что оптимальные концентрации элементов питания в хвое сосны могут меняться в зависимости от места произрастания деревьев и уровня снабжения их питательными веществами. Подобного мнения придерживается также Краусс (Wittich, Fiedler, Krauss, 1960). Зависимость величины оптимальной концентрации азота и фосфора от уровня содержания

других веществ в почве подробно исследовал Бёзёргени (1958). В его опытах с песчаными культурами оптимальная концентрация азота в хвое сосны при использовании фосфорных удобрений повышалась от 0,96 до 2,94% и оптимальная концентрация фосфора в случае внесения азотных удобрений — от 0,08 до 0,28%. Поэтому для установления оптимальной concentra-

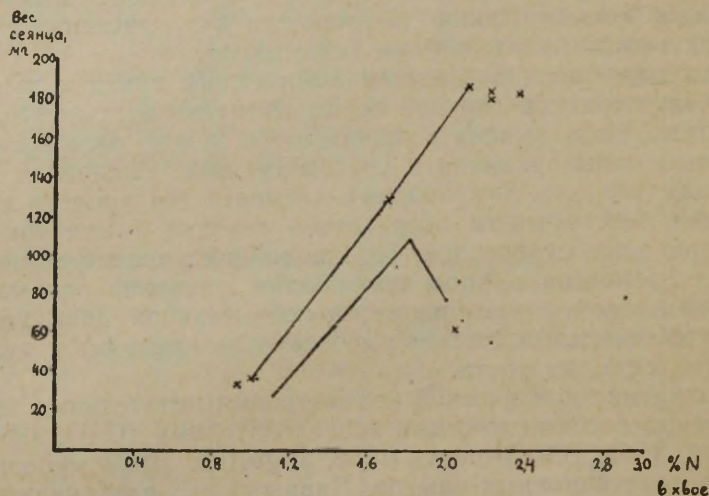


Рис. 1. Зависимость роста сеянцев сосны от содержания азота в хвое. X — на верховом торфянике; . — на вересчатнике.

ции нельзя ограничиться только вегетационными опытами, но следует проводить также опыты с удобрениями в конкретных природных условиях.

Выясненная в условиях наших опытов зависимость между содержанием питательных элементов в хвое и ростом сеянцев сосны изображена на рис. 1—3.

Обратимся прежде всего к анализу тех вариантов опыта, в которых изменению в почве подвергалось содержание только одного элемента питания (на рисунках изображены сплошной линией). Выясняется, что рост сеянцев сосны закономерно меняется с изменением содержания исследуемого элемента питания в хвое.

На вересчатнике рост сеянцев усиливался одновременно с повышением в хвое концентрации азота до 1,80%. При дальнейшем повышении содержания азота вес сеянцев снижался. Таким образом, в условиях опытов на вересчатнике оптимальной концентрацией азота можно считать 1,80%. В опытах на торфянике эта концентрация оказалась значительно выше, так как здесь вес сеянцев еще увеличивался при концентрации азота в хвое 2,10%.

С повышением в хвое концентрации фосфора также наблюдалось увеличение веса семян как в опытах на торфянике, так и на верещатнике. Оптимального содержания фосфора нам не удалось установить, так как использованные нормы фосфорного удобрения оказались для этого недостаточными.

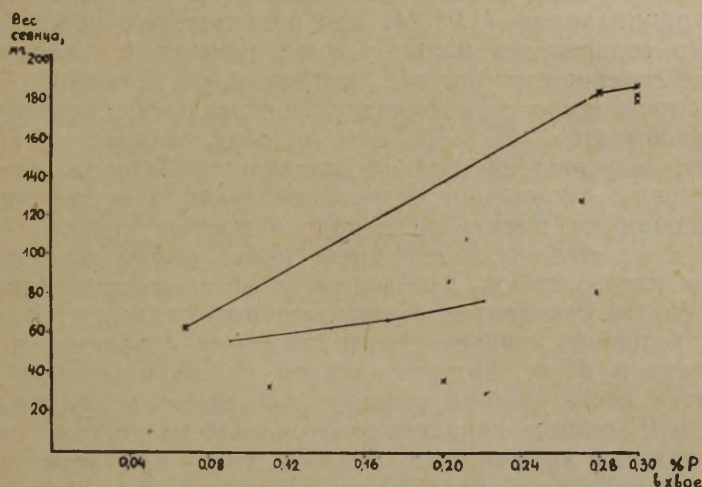


Рис. 2. Зависимость роста семян сосны от содержания фосфора в хвое. X — на верховом торфянике; — на верещатнике.

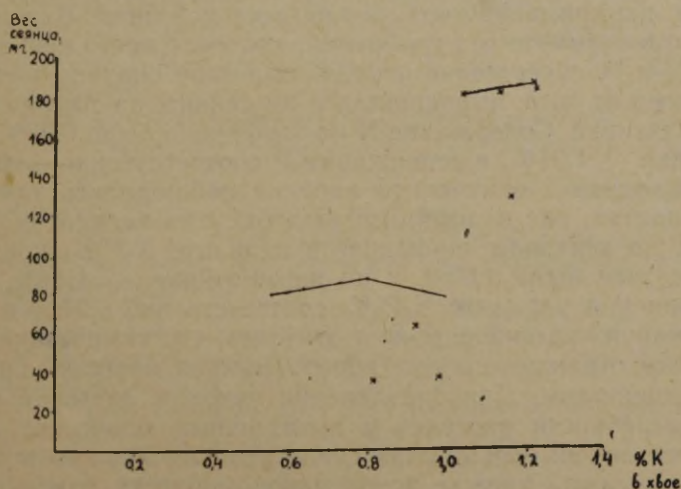


Рис. 3. Зависимость роста семян сосны от содержания калия в хвое. X — на верховом торфянике; — на верещатнике.

Максимальное содержание калия (1,23%) в хвое в опытах на торфянике, очевидно, близко к его оптимальной концентрации. На верещатнике же интенсивность роста сеянцев снижалась начиная с уровня содержания калия в хвое 0,80%. Если в почве верещатника содержание азота было ниже (половина нормы), то увеличение веса сеянцев наблюдалось и при более высокой концентрации калия (1,05%). Это означает, что уровень оптимального содержания калия в хвое зависит в значительной мере от содержания других питательных веществ. То же самое справедливо в отношении оптимальной концентрации других элементов (N и P), чем и обуславливается вышеотмеченное несовпадение данных различных авторов. Особенно значительные отклонения от установленной зависимости между содержанием элементов в хвое и ростом сеянцев наблюдаются в тех случаях, когда имеет место настолько резкий недостаток какого-нибудь необходимого питательного элемента в почве, что он становится лимитирующим фактором. В естественных условиях наиболее часто растения страдают от дефицита азота в почве. По результатам наших опытов, в случае недостатка азота, но при сравнительно высоком содержании в хвое K и P, сеянцы характеризуются слабым ростом.

По данным химического анализа хвои при этом удастся установить, в каких питательных элементах растение особенно нуждается, так как содержание их в хвое оказывается в минимуме. В указанных случаях однако затрудняется установление степени обеспеченности растений остальными элементами питания. Лундегорд (1954) считает данное обстоятельство большим недостатком листовой диагностики питания растений, обуславливающим его применяемость не при всех условиях. Важно отметить, что в варианте без удобрений, где имел место глубокий дефицит N и P, содержание последних в хвое оказалось сходным независимо от того, выращивались ли сеянцы на торфянике или на верещатнике. Содержание N на торфянике было 0,93%, на верещатнике — 1,01%, а содержание P соответственно — 0,11% и 0,13%. Сходная с отмеченной картина наблюдалась также и в тех вариантах, где в дефиците был один из элементов (N или P). Так, на верховом торфянике в варианте $N_0P_1K_1$ концентрация N в хвое была 1,00% и на верещатнике — 1,11%, а концентрация P в варианте $N_1P_0K_1$ соответственно 0,07% и 0,09%.

Суммируя сказанное, можно отметить, что химический состав хвои сосны отражает степень обеспеченности растений питательными веществами. Для определения методом листовой диагностики потребности растения в питательных веществах необходимо вегетационными опытами, где условия хорошо контролируются, выяснить, прежде всего, закономерности изменения химического состава ассимиляционных органов от уровня питания растений.

ЛИТЕРАТУРА

- Гинзбург К. Е. и Щеглова Г. М. Определение азота, фосфора и калия в растительном материале из одной навески. Почвоведение, 5, 1960.
- Щербakov А. П. Опыт применения метода листовой диагностики для определения нуждаемости сосны в азоте и фосфоре. Корневое питание в обмене веществ и продуктивности растений. Тезисы докладов конференции 6—10 февраля 1961. Изд. АН СССР, М., 1961.
- Böszörményi Z. Leaf analysis investigations with scotch pine seedlings; the problem of the constancy of critical nutrient concentrations. Acta Botanica Academiae Scientiarum Hungaricae, 4, 1958.
- Gast P. R. Studies on the development of conifers in raw humus. III. The growth of scotch pine [*Pinus silvestris*] seedlings in pot cultures of different soils under varied radiation intensities. Meddelanden från Statens Skogsförsöksanstalt, 29, 1936—1937.
- Hahlin M. Växtnäringsstillförsel vid uppdrognings av barrträdsplanter. Försök med växtnäringsstillförsel vid uppdrognings av barrträdsplanter. Växtnäringsnytt, 15, 3, 1959.
- Ingestad T. Studies on the nutrition of forest tree seedlings. I. Mineral nutrition of birch [*Betula verrucosa*]. Physiologia Plantarum, 10, 1957.
- Ingestad T. Studies on the nutrition of forest tree seedlings. II. Mineral nutrition of spruce. Physiologia Plantarum, 12, 1959.
- Ingestad T. Studies on the nutrition of forest tree seedlings. III. Mineral nutrition of pine. Physiologia Plantarum, 13, 1960.
- Kramer P. J., Kozłowski T. T. Physiology of trees. New York-Toronto-London, 1960.
- Leyton L. The mineral requirements of forest plants. Encyclopedia of Plant Physiology, IV. Mineral Nutrition of Plants, Berlin-Göttingen-Heidelberg, 1958.
- Leyton, L. The growth and mineral nutrition of tree species in relation to site factors. Transaction of 7th International Congress of Soil Science, Madison, Wisc., U.S.A. 1960, III, 1960.
- Lundegårdh H. Physiological aspects on tissue analysis as a guide to soil fertility. Plant Analysis and Fertilizer Problems, Paris, 1954.
- Mitchell H. L. The growth and nutrition of white pine [*Pinus strobus* L.] seedlings in cultures with varying nitrogen, phosphorus potassium, and calcium. Black Rock Forest Bulletin, 9, 1939 (цит. по Kramer and Kozłowski, 1960).
- Süchting H. Untersuchungen über die Ernährungsverhältnisse des Waldes. VIII. Zur Methodik der Bestimmung der Nährstoffdynamik in Waldböden. Bodenkunde und Pflanzenernährung, 28, 1942.
- Tamm C. O. A study of forest nutrition by means of foliar analysis. Plant Analysis and Fertilizer Problems, Paris, 1954.
- Tamm C. O. Studies on forest nutrition. III. The effect of supply of plant nutrients to a forest stand on a poor site. Meddelanden från Statens Skogsforskningsinstitut, 46, 1956.
- Wehrmann J. Mineralstoffernährung von Kiefernbeständen in Bayern. Zeitschrift für Pflanzenernährung, Düngung, Bodenkunde, 84, 1959.
- Will G. M. The mineral requirements of radiata pine seedlings. New Zealand Journal of Agricultural Research, vol. 4, 1961.
- Wittich W. Bodenkundliche und pflanzenphysiologische Grundlagen der mineralischen Düngung im Walde und Möglichkeiten für die Ermittlung des Nährstoffbedarfes. Allgemeine Forstzeitschrift, 13, 1958.
- Wittich W., Fiedler H. J., Krauss H. H., Möglichkeiten der Produktionssteigerung in der Forstwirtschaft durch Düngung und die sich daraus ergebenden Forschungsprobleme. Sitzungsberichte der Deutschen Akademie der Landwirtschaftswissenschaften zu Berlin, 9, 6, 1960.

ВЛИЯНИЕ КАЛИЯ И БОРА НА РОСТ И РАЗВИТИЕ КОРМОВЫХ БОБОВ В РАЗНЫХ УСЛОВИЯХ ОСВЕЩЕНИЯ

Дж. А. Фишере

Латвийский госуниверситет им. П. Стучки

Кормовые бобы приобретают все более важное значение в сельском хозяйстве как источник белков. В биологии их развития остается еще много неясных вопросов, и полученные на практике результаты относительно факторов урожайности этой ценной кормовой культуры нередко противоречивы. Это свидетельствует о том, что на развитие бобов в большой мере влияют различные внешние факторы как географические, так и условия погоды и агротехники.

Одним из важнейших факторов в жизни растений является свет. Без света невозможен фотосинтез; свет способствует перемещению ассимилятов в растениях, влияет на его рост и развитие.

Из литературы известно, что растение в разные периоды своего развития реагирует на свет по-разному. Новиков (1955, 1956), Шустова (1955) и др. установили, что во время редукционного деления материнских клеток пыльцы растение наиболее чувствительно к недостаточной интенсивности света. Такое недостаточное освещение нередко бывает в естественных полевых условиях при пасмурной дождливой погоде, в результате чего в большей или меньшей степени снижается урожай зерна. Недостаточность освещения возникает и при загущенном посеве. Однако, как установлено практикой, на загущенных посевах урожай бобов с площади больше, чем на изреженных посевах. Причины указанного обстоятельства, характер ответных реакций растений кормовых бобов на пониженную интенсивность света и в какой именно период их развития пониженная интенсивность света наиболее вредна или наиболее благоприятна — все эти вопросы остаются еще мало изученными.

Поскольку установлено, что при недостаточном освещении нарушается перемещение веществ в растениях, то, как указывают Новиков и Шустова (1955), бороться за прирост урожая в случае пасмурного, дождливого лета представляется возможным путем стимулирования перемещения ассимилятов в растениях, чтобы они в достаточном количестве поступали в генеративные органы и обеспечивали их нормальное развитие.

Имеющиеся в литературе данные наводят на мысль, что из минеральных элементов, способствующих перемещению веществ, могут быть использованы калий и бор. При недостатке калия в значительной мере нарушается перемещение углеводов. Понтович (1945) высказывает предположение, что как свет, так и ка-

лий способствуют образованию в растении флавина, воздействуя таким образом на его окислительно-восстановительную систему. Можно было предположить, что при пониженной интенсивности света у растения повышается потребность в калии. Подобные же указания встречаются и о боре (Дроздов, 1956; Сывороткин, 1952; Школьник, 1950).

Задача настоящей работы заключалась в том, чтобы выявить влияние калия и бора на рост и развитие кормовых бобов на разных стадиях их развития в условиях недостаточного освещения. Работа проведена в Ботаническом саду Латвийского госуниверситета имени П. Стучки летом 1962 года. Растения выращивались в пластмассовых вегетационных сосудах, в почвенной культуре, в трех повторностях. Опытным объектом были выбраны лиелплатонские кормовые бобы. Растения разбивались на 3 группы с таким расчетом, чтобы каждая группа в определенный период развития находилась в затенении. В каждой группе выделили 6 вариантов:

1. Растения на определенной стадии развития опрыскивались калием и выращивались при естественном освещении;
2. Растения опрыскивались калием и выращивались в затенении;
3. Растения опрыскивались бором и выращивались при естественном освещении;
4. Растения опрыскивались бором и выращивались в затенении;
5. Контроль (растения опрыскивались водой и выращивались при естественном освещении);
6. Контроль (растения опрыскивались водой и выращивались в затенении).

Для затенения использовался трехслойный марлевый домик, в который по литературным данным (Шапкина, 1956; Мауриня, 1960; Мошков, 1961) проникает всего лишь 20% нормального дневного освещения. Температура и влажность воздуха в таком домике были приблизительно такие же, как и на открытом воздухе.

Для опрыскивания применялись растворы 1% хлористого калия и 0,02% борной кислоты. На каждый сосуд было израсходовано 50 мл раствора. Растения каждой группы опрыскивались двухкратно, через день.

Растения первой группы были разделены на указанные варианты и опрыскнуты соответствующими растворами в то время, когда в конусах нарастания началась дифференциация соцветия. В затенении растения находились в течение 11 дней, т. е. до того момента, когда в конусах нарастания растений контрольного варианта началось образование зачатков цветков.

Установлено, что, находясь в затенении, как опрыснутые калием и бором, так и контрольные растения растут интенсивнее. После снятия затенения рост в высоту почти прекратился, а через 7—8 дней у растений снова наблюдался такой же рост, как и у незатененных растений. К концу периода вегетации высота растений всех вариантов сравнилась.

Затенение в этот период повлияло также на ход развития растения. Через 11 дней в конусах нарастания контрольных растений началась уже дифференциация пыльников и пестика, а у растений, находившихся в затенении, еще продолжалось лишь образование зачатков цветков. Подобные же результаты получила Папонова (1963). У растений помидоров в затенении усилились процессы роста, но замедлилось образование генеративных органов.

Полученные нами данные по влиянию калия и бора на рост и развитие кормовых бобов при затенении их в период дифференциации соцветий представлены в таблице 1.

Как видно из данных, приведенных в табл. 1, процесс образования зачатков цветков у затененных растений затягивается, в результате чего образуется большее число бутонов. Особенно это проявляется в вариантах с калием и бором. Также урожай в этих вариантах ниже, за исключением варианта с калием. Можно предполагать, что калий и бор, способствуя притоку ас-

Таблица 1

Влияние калия и бора на рост и развитие кормовых бобов при затенении в период дифференциации соцветий

Варианты *	Длина растений в конце вегетации		Вес растений в конце вегетации		Среднее количество бутонов на одно растение		Воздушно сухой вес семян	
	см	%	г	%	кол.	%	г	%
K ₁	107,2	93,4	67,6	89,6	28,6	105,1	8,1	83,8
K ₂	113,3	98,7	83,8	110,0	34,8	127,9	10,9	112,8
B ₁	110,5	96,3	69,6	92,3	34,6	127,2	9,9	102,4
B ₂	109,8	95,7	68,0	90,1	36,8	135,3	9,2	95,1
контр. 1	114,7	100	75,4	100	27,2	100	9,7	100
контр. 2	112,3	97,9	64,2	85,1	28,8	105,9	8,2	84,4

* Пояснение к обозначениям вариантов опыта, используемых также во всех последующих таблицах:

K₁, B₁, контр.₁ — растения опрыснуты растворами соответствующих элементов или водой и выращивались при естественном освещении;

K₂, B₂, контр.₂ — растения опрыснуты соответствующими элементами или водой и выращивались при затенении.

симилятов и участвуя в окислительно-восстановительных процессах растения, стимулируют процесс образования зачатков цветков. По-видимому, обработка растений по использованной нами методике бором оказалась недостаточной для повышения урожая зерна. На урожай зерна некоторое влияние оказал калий, который в растениях может подвергаться реутилизации; под влиянием калия затененные растения дали более мощную вегетативную массу и более высокий урожай зерна.

Начиная с момента дифференциации пыльников и пестика растения соответствующих вариантов 2-й группы опрыскивались вышеуказанными растворами и помещались в условия затенения, где они содержались в течение 9 дней — до образования тетрад.

Динамика роста растений в затенении подобна росту растений предыдущей группы. К концу периода вегетации растения, получившие калий или бор как в затенении, так и в естественных условиях освещения, были по размерам несколько выше контрольных. Растения, которые получали только затенение (без калия или бора), уступали по высоте контрольным растениям на 7%. То же самое можно сказать о весе подопытных и контрольных растений.

Полученные нами данные представлены в таблице 2.

Как видно из данных табл. 2, недостаточная интенсивность света в период дифференциации пыльников и пестика резко сказалась на количестве бутонов. В условиях затенения оно уменьшилось на 33,4%. У растений, получивших в этот период калий и бор, число бутонов приближается к числу их у контрольных растений, находившихся в затенении; при обработке их бором и особенно калием неблагоприятное влияние недостаточности света устранилось и урожай зерна приближался к урожаю контрольных растений.

Т а б л и ц а 2

Влияние калия и бора на рост и развитие кормовых бобов при затенении в период образования зачатков цветков

Варианты	Длина растений в конце вегетации		Вес растений в конце вегетации		Среднее количество бутонов на 1-ом растении		Воздушно сухой вес семян	
	см	%	г	%	кол.	%	г	%
K ₁	114,3	109,0	73,7	120,2	35,8	96,2	9,9	101,6
K ₂	115,4	110,1	70,2	114,5	34,6	93,0	9,5	97,2
B ₁	108,6	103,6	63,9	104,2	34,2	91,9	8,6	87,6
B ₂	108,9	103,9	67,4	109,9	34,2	91,9	9,5	97,0
Контр. ₁	104,8	100	61,3	100	37,2	100	9,8	100
Контр. ₂	97,5	93,0	43,9	71,6	24,8	66,6	7,7	79,0

На основании приведенных в табл. 2 данных можно сделать вывод, что во время образования пыльников, пестика и археспориальных тканей растения, очевидно, нуждаются в определенной интенсивности света. Недостаточное освещение до некоторой степени может быть компенсировано обработкой растений калием или бором. Указанные элементы в это время не только влияют на передвижение веществ, но и способствуют более быстрому росту вегетативных частей растений.

Растения третьей группы выдерживались в затенении 11 дней и опрыскивались в тот период, когда у них началось редукционное деление материнских клеток пыльцы. Процесс роста в затенении у них также был подобен росту растений соответствующих вариантов предыдущих групп. К концу периода вегетации высота растений сравнялась, за исключением тех растений, которые в затенении получили бор. Они на 7% были выше контрольных растений. Затенение способствовало не только увеличению высоты растений, но и увеличению их общего веса.

По данным исследований Новикова (1955, 1956), Гжесюка (1955) и других авторов, образование тетрад в пыльниках начинается в критический период в жизни растения в отношении интенсивности света. Это подтверждается и на кормовых бобах. У растений, находившихся в затенении, почти половина более развитых нижних бутонов осыпалась (табл. 3).

Как видно из данных табл. 3, опрыскивание растений калием и бором не в состоянии предотвратить осыпание у них бутонов. Оно способствует лишь увеличению вегетативной массы, но, по-видимому, не может заменить специфического воздействия света, как это наблюдалось в соответствующих вариантах предыдущей группы.

Несмотря на то, что в условиях затенения число бутонов уменьшилось почти наполовину, урожай зерна у всех вариан-

Таблица 3

Влияние калия и бора на рост и развитие кормовых бобов при затенении в период образования тетрад и пыльцы

Вариант	Длина растений в конце вегетации		Вес растений в конце вегетации		Среднее количество бутонов на 1-ом растении		Воздушно сухой вес семян	
	см	%	г	%	кол.	%	г	%
K ₁	87,7	85,4	39,7	96,5	29,0	96,0	7,2	102,8
K ₂	100,5	97,9	45,8	111,4	16,8	55,6	6,6	94,5
B ₁	101,5	98,9	46,8	113,8	31,0	102,6	7,0	99,5
B ₂	110,0	107,2	55,7	135,5	16,0	52,9	7,2	103,0
Контр. ₁	102,6	100	41,1	100	30,2	100	7,0	100
Контр. ₂	102,8	100,1	49,0	119,2	19,0	62,9	7,3	103,9

тов сравнялся. Это объясняется тем, что вместо опавших бутонов растение энергично образовало новые бутоны, которые разместились выше по стеблю. В практике также замечено, что на более густых посевах, а следовательно при меньшей интенсивности света, первый стручок помещается на стебле выше, что имеет положительное значение при механизированной уборке урожая.

Выводы

1. Пониженная интенсивность света способствует росту растений, но неблагоприятно влияет на образование структурных элементов урожая. Недостаточная интенсивность света во время образования археспориальной ткани и тетрад вызывает отмирание зачатков цветков.

2. Калий и бор при недостаточной интенсивности света благоприятно влияют как на рост, так и на развитие растений. Подкормка растений путем опрыскивания, во время третьей стадии развития, указанными элементами способствует увеличению вегетативной массы и усилению оттока ассимилятов в генеративные органы.

Введенные в растения путем опрыскивания во время четвертой стадии развития калий и бор не в состоянии исключить влияние недостаточного освещения и предотвратить осыпание нижних бутонов.

ЛИТЕРАТУРА

- Гжесюк С., Критический период в отношении к интенсивности света у проса. Зап. ЛСХИ, вып. 9, 1955.
- Дроздов С. Х. Потребность в боре у пшеницы в онтогенезе. Зап. ЛСХИ, вып. 11, 1956.
- Мошков Б. С. Фотопериодизм растений, М.—Л., 1961.
- Новиков В. А., Шустова А. П. Влияние света на отток пластических веществ из листа. ДАН СССР, т. 82, № 3, 1962.
- Новиков В. А. Повышение устойчивости растений к снижению интенсивности света в критический период. Зап. ЛСХИ, вып. 9, 1955.
- Новиков В. А. Третья и четвертая стадии развития растений, Зап. ЛСХИ, вып. 11, 1956.
- Понтович В. Э. Изв. АН СССР, сер. биол., № 5, 1945.
- Папонова И. Т. Сб. трудов аспирантов и молодых научных сотрудников, 3(7), 1963.
- Сывороткин Г. С. Кн. «Микроэлементы в жизни растений и животных». 1952.
- Шапкина Т. А. Критический период в отношении к сниженной интенсивности света у красного клевера. Зап. ЛСХИ, вып. 11, 1956.
- Школьник М. Я. Значение микроэлементов в жизни растений и в земледелии. Изд. АН СССР, 1950.
- Шустова А. П. Критический период в отношении к интенсивности света у гречихи. Зап. ЛСХИ, вып. 9, 1955.

О ВЛИЯНИИ НЕКОТОРЫХ МИКРОЭЛЕМЕНТОВ НА ФИЗИОЛОГИЧЕСКИЕ ПРОЦЕССЫ В ЛИСТЬЯХ КРАСНОГО КЛЕВЕРА

К. А. Киви

Эстонская сельхозакадемия

«В основе жизненного процесса лежит обмен веществ, составными звеньями которого являются многочисленные биохимические реакции, в подавляющем большинстве случаев катализируемые при помощи ферментов. В отсутствии этих последних указанные реакции осуществлялись бы с такими малыми скоростями, что они не могли бы иметь никакого значения для бурного протекающего процесса жизни. Вместе с тем ферменты не только ускоряют биохимические реакции, но и направляют течение всего жизненного процесса по определенному руслу. Набор ферментов, которым располагает любая живая клетка, и относительная активность этих ферментов определяют последовательность и взаимосогласованность реакций обмена веществ, лежащие в основе всей организации живой материи во времени» (Опарин, 1961).

Ферментативная активность часто зависит от присутствия атома металла. В истинных металлоферментах этот атом, являясь составной частью собственного фермента, прочно связан либо с некоторыми группами в белке, либо с какой-либо простетической группой, например порфирином. В других случаях необходимо добавлять ионы некоторых металлов для того, чтобы «активировать» фермент. Чтобы сохранить фермент в форме активного «металлофермента», необходимо бывает поддерживать определенную концентрацию свободного активирующего иона (Диксон и Уэбб, 1961).

Исходя из вышеизложенного, мы поставили в наших опытах задачу изменять протекающие в растениях красного клевера физиологические процессы путем применения микроэлементов.

Во всех наших опытах семена красного клевера смачивались растворами солей микроэлементов в следующих концентрациях: 0,02% H_3BO_3 , 0,05% $(\text{NH}_4)_2\text{MoO}_4$, 0,1% KMnO_4 и 0,001% CuSO_4 . Семена контрольного варианта смачивались дистиллированной водой. Параллельно пользовались и сухим контролем в опытах 3, 4, 5, 6, 19. Семена обрабатывались двукратно соответственно в продолжение 3 и 4 часов при температуре 18—20° С. Растения клевера первого года пользования опрыскивались растворами этих же солей микроэлементов в указанных концентрациях, за исключением варианта с медью, где опрыскивание проводилось 0,005% раствором CuSO_4 . Параллельно с этими вариантами были заложены варианты, где растения клевера первого и второго года пользования опрыскивались растворами микроэлементов в указанных концентрациях без предпосевного намачивания семян.

Таблица 1

Место проведения опытов и характеристика использованных в опытах почв

Номер опыта	Местонахождение опыта *	Разновидность почвы	рН _{KCl}	Содержание (в мг на кг почвы) подвижного				Вид опыта	Сорт
				В	Мо	Мп	Си		
1	Тарту, учхоз Раади ЭСХА	Дерново-слабоподзо- листая	4,6	0,15	0,28	200	6,24	Вегетац. опыт	'Йыгева 205'
2	—,,—	—,,—	4,6	0,15	0,28	200	6,24	Полевой опыт	—,,—
3	Пыльва, колхоз им. Эд. Вильде	—,,—	4,7	0,07	0,07	168	1,50	—,,—	'Йыгева 433'
4	Тарту, учхоз Ээрика ЭСХА	—,,—	5,2	0,16	0,15	140	3,31	—,,—	'Йыгева 205'
5	Пыльва, колхоз им. В. И. Ленина	—,,—	4,4	0,03	0,20	140	1,70	Вегетац. опыт	'Йыгева 433'
6	Йыгева, колхоз Койт	Дерново-карбонатная выщелоченная	6,5	0,20	0,05	109	1,70	—,,—	'Йыгева 205'
19	Тарту, учхоз Ээрика ЭСХА	Дерново-слабоподзоли- стая	5,2	0,16	0,15	267	3,31	Полевой опыт	'Йыгева 433'

* При вегетационных опытах указано место взятия почвы.

Опрыскивание проводилось в то время, когда у клевера было достаточно листьев для усвоения микроэлементов. Наши опыты были заложены в разных почвенных условиях (табл. 1).

Для того, чтобы судить о степени изменения физиологических процессов, протекающих в листьях красного клевера под влиянием микроэлементов, мы определяли активность некоторых окислительно-восстановительных ферментов.

Определения проводились у клевера первого укоса через три дня после опрыскивания и непосредственно перед уборкой сена, у клевера второго укоса первого года пользования — через три дня после опрыскивания и в опытах 1, 2 кроме того еще непосредственно перед вторым опрыскиванием.

Активность пероксидазы и полифенолоксидазы определялась по микрометоду Д. М. Михлина и З. С. Брновицкой и каталазы методом Баха и Опарина.

Таблица 2

Влияние микроэлементов на активность каталазы, пероксидазы и полифенолоксидазы в листьях красного клевера в год посева

Варианты опыта	Активность каталазы (в мл 0,1 N KMnO_4 на 1 г сырого вещества)		Активность ферментов (в мл 0,01 N J на 1 г сырого вещества)			
			пероксидазы		полифенолоксидазы	
	Опыт 5	Опыт 6	Опыт 5	Опыт 6	Опыт 5	Опыт 6
Контроль	4,2	4,8	22,3	23,7	1,0	5,0
H_3BO_3	3,6	3,9	26,7	28,7	5,0	6,7
$(\text{NH}_4)_2\text{MoO}_4$	3,0	3,6	27,5	29,5	8,2	7,0
KMnO_4	3,0	3,0	33,0	25,0	12,0	6,7
CuSO_4	2,4	3,3	25,5	32,5	8,7	6,5

Влияние микроэлементов на активность

Варианты опыта	Активность каталазы (в мл 0,1 N KMnO_4)										
	Опыт 1				Опыт 2				Опыт 3		
	9/05 1961	21/05 1961	8/08 1961	14/08 1961	6/06 1961	4/07 1961	16/08 1961	21/08 1961	11/06 1962	5/09 1962	2/09 1963
Контроль	—	—	—	—	—	—	—	—	14,7	7,8	19,2
Дист. H_2O	2,8	2,4	18,3	4,8	6,9	7,2	6,0	5,4	15,0	7,8	18,0
В о.	1,8	2,4	20,4	1,2	6,9	4,2	4,5	4,5	13,5	9,6	20,1
В с. + о.	2,4	3,6	18,0	0,6	2,7	—	3,9	4,5	15,6	21,0	—
Мо о.	2,5	0,6	17,4	3,0	6,7	5,7	6,0	4,2	14,7	9,0	17,4
Мо с. + о.	1,8	1,2	19,8	0,6	5,4	6,0	2,7	5,1	13,8	13,8	16,5
Мп о.	2,1	2,7	19,2	1,2	2,7	6,0	2,1	3,9	14,1	21,6	17,1
Мп с. + о.	2,4	1,3	18,6	0,6	2,5	5,1	3,3	4,8	12,9	13,8	23,4
Си о.	0,9	2,4	19,8	1,8	5,2	2,1	2,7	4,8	12,9	10,2	16,5
Си с. + о.	1,9	2,7	19,2	1,2	7,5	2,7	3,3	3,6	14,1	5,4	17,4

Дист. H_2O — семена смачивались дистиллированной водой.

В о. — растения опрыскивались 0,02% раствором H_3BO_3 .

В с. + о. — семена смачивались 0,2% раствором H_3BO_3 и растения опрыскивались 0,02% раствором H_3BO_3 .

Как видно из данных, приведенных в таблице 2, под влиянием микроэлементов изменялась активность каталазы, пероксидазы и полифенолоксидазы уже в год посева. Под влиянием всех микроэлементов активность каталазы снизилась, а активность пероксидазы и полифенолоксидазы повысилась.

Почти сходное влияние микроэлементы оказали на активность ферментов у растений на первом и втором году пользования. Из данных таблицы 3 видно, что в большинстве случаев активность каталазы снизилась под влиянием микроэлементов. Только в некоторых случаях активность каталазы повышалась под влиянием микроэлементов.

Анализируя полученные данные, нельзя утверждать, что во всех случаях снижалась активность каталазы. Можно только отметить, что активность каталазы больше снижалась под влиянием марганца, меди и молибдена. При сравнении тех вариантов, где микроэлементы вносились путем предпосевной обработки семян с последующей внекорневой подкормкой растений, с вариантами, где растения только опрыскивались на первом и втором году пользования, выясняется, что активность каталазы в большинстве случаев наименьшая в вариантах, где микроэлементы вносились путем предпосевной обработки семян с последующей внекорневой подкормкой растений.

В год посева и на первом году пользования у клевера под влиянием микроэлементов повышалась активность пероксидазы

Таблица 3

каталазы в листьях красного клевера

на 1 г сырого вещества)											
Опыт 4				Опыт 5			Опыт 6			Опыт 19	
7/06 1962	11/07 1962	16/08 1962	28/05 1963	17/05 1962	20/06 1962	2/08 1962	21/05 1962	30/06 1962	7/08 1962	30/05 1963	22/08 1963
14,1	11,4	7,8	22,0	7,2	14,4	11,4	20,1	15,0	13,8	17,1	51,6
13,5	10,8	7,2	21,6	10,8	10,5	11,4	19,5	15,6	14,1	16,5	48,0
14,1	10,2	9,0	20,4	12,6	12,6	12,3	16,2	13,2	11,7	15,4	49,2
13,8	10,8	8,4	20,2	15,0	11,4	12,3	17,1	13,8	11,4	15,9	46,8
13,2	7,8	6,6	20,8	16,8	12,0	11,4	17,4	14,1	11,4	15,7	46,8
12,3	8,4	7,5	18,7	11,4	13,8	7,8	16,5	13,8	12,0	14,7	47,7
12,9	9,6	8,4	19,9	16,8	11,1	10,2	15,0	13,4	10,8	20,1	47,7
14,4	7,8	7,5	19,9	9,0	10,5	11,4	13,8	15,3	11,4	16,5	48,6
10,8	10,2	7,8	21,0	13,2	13,2	11,7	18,0	13,5	12,9	15,9	49,2
10,2	9,6	6,6	21,0	13,8	13,8	12,0	15,3	12,6	10,5	13,6	50,4

Влияние микроэлементов на активность пероксидазы

Варианты опыта *	Активность пероксидазы (в мл 0,01 N J)								
	Опыт 1				Опыт 2				Опыт 3
	9/05 1961	21/05 1961	8/08 1961	14/08 1961	6/06 1961	4/07 1961	16/08 1961	21/08 1961	11/06 1962
Контроль	—	—	—	—	—	—	—	—	28,5
Дист. H ₂ O	18,7	24,0	20,0	24,0	21,0	31,0	27,5	19,7	27,5
В о.	13,2	30,0	18,0	38,0	21,2	39,5	34,5	25,2	29,5
В с. + о.	12,5	24,0	25,0	34,0	19,7	30,0	34,0	24,0	35,0
Мо о.	20,5	29,5	20,0	32,0	23,0	27,0	33,0	26,7	40,0
Мо с. + о.	20,0	26,0	21,0	27,0	22,2	36,0	28,0	23,0	41,5
Мп о.	17,5	30,0	31,0	28,5	22,2	23,0	30,5	24,5	32,5
Мп с. + о.	18,7	30,0	19,5	27,0	21,5	34,0	36,0	22,5	31,5
Си о.	22,5	25,5	30,5	35,5	24,0	30,0	39,5	26,0	33,0
Си с. + о.	20,2	26,5	31,0	34,0	26,7	37,5	33,0	22,7	34,0

* Обозначения вариантов опыта те же, что и в таблице 3.

Влияние микроэлементов на активность полифенолоксидазы

Варианты опыта	Активность полифенолоксидазы (в мл 0,01 N J)							
	Опыт 1				Опыт 2			
	9/05 1961	21/05 1961	8/08 1961	14/08 1961	6/06 1961	4/07 1961	16/08 1961	21/08 1961
Контроль	—	—	—	—	—	—	—	—
Дист. H ₂ O	6,7	2,5	2,5	0,5	0,3	3,2	6,0	6,0
В о.	4,5	14,0	3,5	9,0	2,5	5,0	6,5	9,0
В с. + о.	4,5	4,0	3,5	6,5	4,2	5,0	7,5	10,0
Мо о.	8,2	17,0	9,5	1,0	2,7	5,0	5,0	13,2
Мо с. + о.	8,2	2,0	2,0	4,0	1,1	4,0	6,5	9,2
Мп о.	9,0	16,5	10,0	5,5	0,6	4,0	6,5	9,5
Мп с. + о.	8,7	7,5	9,5	3,5	0,5	4,5	9,0	7,2
Си о.	8,5	3,5	10,0	7,0	0,7	4,2	12,0	9,7
Си с. + о.	7,5	5,0	11,0	6,0	8,0	4,5	7,0	8,7

* Обозначения вариантов опыта те же, что и в таблице 3.

(табл. 4). В отношении изменения активности пероксидазы под влиянием микроэлементов отмечалась сходная картина, приведенная выше для каталазы. В разные сроки определения активность пероксидазы была повышена даже в пределах одного опыта как под влиянием одного, так и другого микроэлемента. Суммируя случаи наивысшей активности пероксидазы во всех опытах и во всех сроках определения, выясняется, что чаще всего активность пероксидазы была наивысшая в вариантах с медью и бором. Если сравнивать активность пероксидазы в ва-

Таблица 4

в листьях красного клевера

на 1 г сырого вещества)										
Опыт 4			Опыт 5			Опыт 6			Опыт 19	
7/06 1962	11/07 1962	16/08 1962	17/05 1962	20/06 1962	2/08 1962	21/05 1962	30/06 1962	7/08 1962	30/05 1963	22/08 1963
31,0	31,5	25,0	6,0	18,0	29,0	5,0	21,5	26,5	17,0	15,5
27,0	25,0	28,0	8,0	11,5	30,0	6,0	17,5	20,5	17,5	15,7
32,0	29,5	27,0	12,0	17,0	29,5	6,5	27,0	24,5	23,5	18,2
33,0	34,5	36,5	17,5	26,5	31,0	13,0	26,0	36,0	22,5	17,2
38,0	32,0	30,0	17,0	14,5	35,0	7,0	27,5	35,5	20,5	20,7
43,0	34,5	28,0	17,0	14,0	36,0	10,0	22,0	37,5	18,5	22,5
34,0	33,0	27,5	10,0	10,2	31,0	6,5	28,7	25,0	15,5	20,7
40,5	26,0	29,0	10,5	14,0	34,0	7,0	18,2	35,5	19,0	17,0
37,5	39,5	30,0	11,0	21,0	39,5	14,0	31,0	22,0	22,0	19,5
38,0	42,0	27,5	13,0	18,0	38,5	11,5	18,2	25,0	23,0	21,7

Таблица 5

в листьях красного клевера

на 1 г сырого вещества)										
Опыт 3		Опыт 4		Опыт 5		Опыт 6			Опыт 19	
11/06 1962	5/09 1962	7/06 1962	11/07 1962	17/05 1962	20/06 1962	21/05 1962	30/06 1962	7/08 1962	30/05 1963	22/08 1963
1,0	2,2	2,0	1,0	0,5	0	2,0	1,5	2,5	1,0	2,7
4,0	2,2	1,0	0,5	1,0	0	5,0	1,0	2,5	0,5	3,2
4,7	5,2	2,0	4,0	1,5	5,0	4,5	3,7	4,5	6,0	8,2
5,2	5,7	1,0	5,5	2,0	5,5	4,0	4,5	3,0	4,5	6,0
4,7	3,5	4,0	5,5	3,5	3,0	6,0	4,0	0	3,0	9,5
3,0	3,7	3,2	7,0	3,5	4,5	6,5	3,5	0	2,5	6,5
4,0	2,5	3,5	2,5	2,5	0	7,0	2,5	2,0	0	7,2
2,0	3,5	7,5	3,0	3,5	0	6,5	3,0	1,0	0	2,7
3,0	3,0	3,0	8,0	6,0	4,5	6,5	6,0	4,0	5,0	8,5
1,5	2,2	5,0	8,5	1,5	5,5	6,0	4,0	5,5	4,5	6,2

риантах, где семена смачивались и растения опрыскивались, с активностью пероксидазы в вариантах, где растения только опрыскивались, то можно установить следующую закономерность. В опытах, заложенных на почвах, в которых содержание того или другого использованного в опытах микроэлемента в подвижной форме было достаточно высоким, активность пероксидазы оказывалась выше в тех вариантах, где растения только опрыскивались, после первого опрыскивания. Однако перед уборкой и повторным опрыскиванием активность пероксидазы

была в этих вариантах понижена. После второго опрыскивания активность пероксидазы была выше у растений, которые только опрыскивались растворами солей микроэлементов. Это, очевидно, можно объяснить тем, что растения, на почве с относительно высоким содержанием микроэлементов и будучи уже раньше обработаны соответствующим микроэлементом, реагировали на его повторное воздействие уже слабее, чем на первое. В случае, когда в почве содержание соответствующего микроэлемента было низкое, активность пероксидазы повышалась при повторном воздействии больше, чем при однократном воздействии.

При изучении влияния микроэлементов на активность полифенолоксидазы (табл. 5) в листьях красного клевера выяснилось, что здесь также не проявляется определенной закономерности в отношении доминирующего влияния того или иного микроэлемента.

Чаще всего наивысшая активность полифенолоксидазы наблюдалась в вариантах с медью и бором. В отношении меди это понятно, так как он входит в состав указанного фермента (Пейве, 1961).

Резюмируя, можно сказать, что в большинстве случаев изменение активности полифенолоксидазы происходило параллельно с изменением активности пероксидазы. В тех случаях и в тех вариантах, где активность пероксидазы была выше, наблюдалась и более высокая активность полифенолоксидазы.

Сравнивая результаты определений активности каталазы, пероксидазы и полифенолоксидазы, можно отметить, что во многих случаях, в тех вариантах, где активность каталазы больше всего снизилась, активность пероксидазы и полифенолоксидазы была наивысшая.

В итоге можно утверждать, что под влиянием микроэлементов изменяются физиологические процессы, протекающие в листьях красного клевера. Больше всего изменялась активность каталазы, пероксидазы, и полифенолоксидазы под влиянием меди и бора.

ЛИТЕРАТУРА

- Диксон В. и Уэбб Э. Ферменты. М., стр. 345, 1961.
Опарин А. И. Предисловие к русскому изданию. Диксон М. и Уэбб Э. Ферменты. М., 1961.
Пейве Я. В. Роль микроэлементов в обмене веществ и повышении продуктивности сельскохозяйственных культур. Изв. АН СССР, сер. биол., 6, 1961.

РОСТ РАСТЕНИЙ И СОДЕРЖАНИЕ ПИГМЕНТОВ В ЛИСТЬЯХ ПРИ НЕДОСТАТКЕ МАГНИЯ И ПРИ ВНЕСЕНИИ ЕГО КОРНЕВЫМ И ВНЕКОРНЕВЫМ ПУТЕМ

Г. Ж. Валиханова, О. А. Гречухина

Ленинградский госуниверситет им. А. А. Жданова

Магний является одним из крайне необходимых для нормального роста и развития растений элементов. Многосторонние физиологические функции магния в растениях освещены в сводках Циммерманна (1949), Якоба (1955), Вельте и Вернера (1959).

Магний входит в состав молекулы хлорофилла, участвует в построении клеточных структур. Магний является кофактором большого числа ферментов и тем самым принимает активное участие в процессах дыхания, брожения, деления клеток. Особо следует отметить роль ионов магния в активировании энзимов фосфат-переносчиков. И, по-видимому, через действие на фосфорный обмен он оказывает влияние на синтез белков, углеводов, жиров. Значительная часть магния растворена в клеточном соке и играет роль в поддержании коллоидно-химических свойств клетки; регулирование же коллоидного состояния плазмы является предпосылкой для нормального течения всех жизненных процессов.

Растения, испытывающие недостаток магния, хлоротичны и сильно подавлены в росте. Обеспеченность растений магнием повышает их устойчивость к неблагоприятным условиям внешней среды.

Песчаные и супесчаные дерново-подзолистые почвы бедны доступным для растения магнием. Потребность растений в магнии по мере внесения обычного «полного минерального питания» в виде НРК возрастает, что ставит вплотную вопрос об использовании и магниевых удобрений (Кораблева, 1954; Магницкий, 1957).

Работы последних лет показали, что применение магниевых удобрений ведет к увеличению урожая и улучшению его качества у многих сельскохозяйственных культур.

Потребность растений в магнии может быть удовлетворена как корневым, так и внекорневым путем. Эффективность внекорневых подкормок солями магния испытана на ряде овощных, зерновых и плодовых культур (Бойнтон, 1956; Мацков, 1957; Oland a. Opland, 1956; Wittwer a. Teubner, 1959).

За рубежом широко применяется на практике опрыскивание раствором сульфата магния таких плодовых деревьев, как яблоня, тунг, персик, слива и цитрусовые. В результате этого агроприема улучшается рост растений, увеличивается содержа-

ние хлорофилла, повышается урожай. Магниевые удобрения, внесенные под плодовые деревья в почву, оказывались менее действенными.

Сравнительная оценка корневого и внекорневого внесения магния на других культурах изучена недостаточно.

Задачей нашей работы и являлось выяснение действия корневого и внекорневого питания сульфатом магния на рост растений и содержание зеленых пигментов в листьях фасоли и томатов.

Материал и методика

Опыты проводились в 1962 и 1963 гг. в водных культурах на питательной смеси Хогленда. Сначала 2 группы растений фасоли сорта 'Сакса' выращивались на полном питательном растворе (ППР) и на среде, не содержащей магния ($-Mg$).

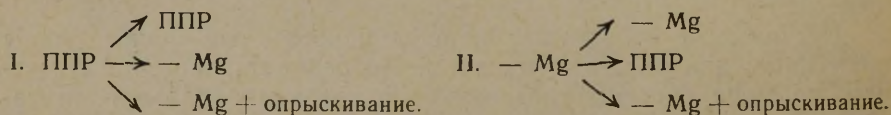
При исключении из среды сульфата магния анион SO_4^{--} возмещался соответствующим количеством сульфата калия, причем растворы без магния готовились на воде, перегнанной через стеклянный дистиллятор.

При появлении первых видимых признаков магниевого голодания (бурые пятна между жилками листьев) растения разбивались на подгруппы по следующей схеме:

I. Растущие на полном питательном растворе: часть была оставлена, другая — перенесена на раствор без магния, третья — на раствор без магния и опрыскивалась раствором сульфата магния;

II. Растущие на растворе с исключением магния: часть растений оставлена, другая перенесена на полный питательный раствор, третья оставлена и опрыскивалась раствором сульфата магния.

В дальнейшем для удобства изложения схема опыта с фасолью будет изображаться в таком виде:



В опытах 1963 года при распределении на подгруппы соответственно вариантам опыта растения были перенесены на свежие питательные растворы, тогда как в 1962 году использовали для этого старые растворы. Томаты сорта 'Бизон', выращенные в почве до состояния рассады, были пересажены на полный питательный раствор и на среду, не содержащую магния. После появления признаков недостатка магния часть растений помещалась на полное питание, а часть — получала внекорневую подкормку раствором сульфата магния. Растения, оставленные на полной питательной среде и на среде с исключением магния, служили контрольными.

Опрыскивание сульфатом магния ($MgSO_4 \cdot 7H_2O$) проводилось ежедневно утром и вечером. В 1962 году применялся 0,5% раствор, а в 1963 году концентрация раствора после предварительной проверки на отсутствие ожога листьев была постепенно увеличена с 0,5% до 2%.

Сумма зеленых пигментов в листьях определялась по методу, разработанному Сапожниковым с сотрудниками (1955).

Содержание пигментов в листьях рассчитывалось в мг на 1 dm^2 площади листа. В представленных таблицах приводятся средние данные.

Результаты опытов

Как видно из таблицы 1, перенос растений фасоли с полного питания на среду без магния вызывает у них резкое торможение роста. Те растения, которые были перенесены на такую же среду, но при этом опрыскивались раствором магниевой соли, имеют почти такой же вес, как и контрольные. Их вес, по отношению к весу контрольных растений, составлял в 1962 г. 95,6% и в 1963 г. — 126%.

Таблица 1

Влияние недостатка магния и его внесения корневым и внекорневым путем на рост растений фасоли

Исходный питательный раствор	Окончательный питательный раствор	Сухой вес одного раст. (в г)		Изменение веса (в %)	
		1962	1963	1962	1963
ППР	ППР	6,16	8,28	100	100
	— Mg	3,83	4,25	62,17	51,32
	— Mg + опрыск.	5,89	10,46	95,61	126,03
— Mg	— Mg	0,79	1,31	100	100
	ППР	2,79	3,36	353,18	256,48
	— Mg				
	+ опрыск.	3,65	4,43	462,02	338,16

Фасоль, постоянно находившаяся на среде без магния, была сильно подавлена в росте. Растения, перенесенные на полный питательный раствор и опрысканные сульфатом магния, заметно выправлялись; размеры бурых пятен между жилками листьев сокращались, вновь появившиеся листья имели зеленую окраску. Притом, получение недостающего магния через листья оказало на рост лучшее действие, чем его корневое поступление. Если вес растений, получивших магний через корневую систему, принять за 100%, то вес опрысканных растений составит 130%. Опыты 1962 и 1963 гг. дали одинаковые результаты.

Лучший рост растений в опыте 1963 года, вероятно, объясняется заменой использованных питательных растворов новыми при распределении по вариантам, а также более благоприятными условиями лета этого года.

Таким образом, можно сделать заключение, что корневой и внекорневой способы питания фасоли магнием оказывают на накопление сухой массы растениями равноценное действие.

Сумма зеленых пигментов была определена у растений всех вариантов в листьях 2 и 4 ярусов. Выбор ярусов не случаен. Листья 2 яруса развивались у растений еще в период произрастания их на исходных питательных растворах (ППР, — Mg), листья же 4 яруса появились в новых условиях питания. Данные этих анализов сведены в таблице 2. У растений, выросших на полном питательном растворе, суммарное содержание хлорофиллов выше в верхних более молодых листьях, чем в нижних.

При перенесении растений с полного питания на растворы

Таблица 2

Влияние недостатка магния и внесения его корневым и внекорневым путем на содержание зеленых пигментов в листьях фасоли (в мг/дм²)

Исходный питательный раствор	Окончательный питательный раствор	1962 г.		1963 г.	
		2 ярус	4 ярус	2 ярус	4 ярус
ППР	ППР	2,63	3,13	1,31	1,50
	— Mg	0,73	1,46	0,80	0,91
	— Mg				
	+ опрыск.	1,06	1,63	1,09	1,39
— Mg	— Mg	0,49	1,69	0,27	1,07
	ППР	2,36	2,33	1,90	1,86
	— Mg				
	+ опрыск.	2,26	2,23	1,34	1,49

без магния содержание зеленых пигментов резко снижается, особенно в листьях нижних ярусов. Внекорневая же подкормка таких растений вызывает значительное увеличение содержания пигментов.

Однако замена корневого поступления магния внекорневым у растений полного питания не обеспечивает повышения содержания хлорофилла в листьях до уровня контрольных растений.

У растений, находившихся на питательной среде без магния, а затем получивших его различными путями, наблюдается сильное повышение количества пигментов в листьях обоих ярусов, причем различие в содержании пигментов между верхними и нижними листьями стирается.

Заметное увеличение суммы хлорофиллов в листьях второго яруса говорит о задержке у них процессов старения.

Таким образом, мы видим, что корневое и внекорневое поступление магния оказывает различное действие на рост фасоли и на образование зеленых пигментов в ее листьях. Рост растений (накопление сухой массы) может быть полностью обеспе-

чен внекорневым поступлением магния, тогда как образование пигментов в ряде случаев происходит интенсивнее при корневом поступлении магния. Это может быть связано с разной степенью нарушения обмена в листьях и точках роста при недостатке магния и различием в его поступлении при корневой или внекорневой подкормках.

Представляют интерес и результаты опытов с томатами. Сырой вес растений и содержание зеленых пигментов в листьях представлены в таблице 3.

Таблица 3

Влияние недостатка магния и внесения его корневым и внекорневым путем на рост и содержание зеленых пигментов в листьях томатов

Исходный питательный раствор	Окончательный питательный раствор	Сырой вес одного раст. (в г)	Сумма зеленых пигментов по ярусам (в мг/дм ²)		
			нижний	средний	верхний
ППР	ППР	97,91	1,70	2,05	3,52
— Mg	— Mg	37,50	2,08	0,32	2,47
	ППР	72,50	0,87	0,46	4,06
	— Mg				
	+ опрыск.	73,30	1,67	0,93	3,67

На питательной среде, не содержащей магния, томаты растут очень плохо, и к концу опыта их вес составляет менее половины веса растений с полного питания. На листьях растений появляются признаки недостатка магния, причем наиболее сильно страдают листья средних ярусов.

Томаты, перенесенные на полное питание, а также опрысканные раствором сульфата магния, растут и достигают 74—75% от веса растений с полного питания. Действие обоих способов подкормки равноценно.

На анализ пигментов были взяты листья нижних, средних и верхних ярусов.

Содержание пигментов у растений, находившихся в условиях нормального питания, возрастает от нижних листьев к верхним.

Сравнивая содержание суммы хлорофиллов в листьях у растений полного питания и у растений с недостатком магния, можно отметить сильное снижение количества пигментов в листьях средних и верхних ярусов и некоторое увеличение их в нижних листьях, которые сформировались еще в условиях одинакового почвенного питания.

Если томатам, выросшим при недостатке магния, дать его корневым путем, т. е. перенести их на полный питательный раствор, то имеет место значительное увеличение содержания хлорофилла в верхних листьях, тогда как в средних листьях количество хлорофилла мало отличается от его содержания в листьях растений, не получивших подкормки, а в нижних листьях даже уменьшается.

Опрыскивание растений раствором сульфата магния также приводит к повышению содержания зеленых пигментов, при этом в нижних и средних ярусах листьев их содержание выше, чем при корневом поступлении магния.

В обоих вариантах количество хлорофилла в средних ярусах листьев остается самым низким. По-видимому, магний в нижних листьях малоподвижен и не может реутилизироваться при его недостатке в питательной среде. Это наглядно было видно и по внешнему виду томатов. В то время как у фасоли раньше всего страдали при отсутствии магния нижние листья, у томатов пожелтение начиналось с листьев 3—4 ярусов. Возможно, такое изменение содержания пигментов в листьях объясняется условиями постановки опыта. Выявленная способность нижних листьев томатов сохранять пигмент при магниевом голодании представляет собой интересный факт и подлежит дальнейшему изучению.

Выводы

1. Исключение магния из питательной среды вызывает сильное подавление роста и резкое снижение содержания хлорофилла в листьях фасоли и томатов.
2. Корневые и внекорневые подкормки магнием усиливают рост растений, причем в некоторых случаях внекорневые подкормки являются даже более эффективными.
3. У растений фасоли, испытывающих недостаток магния, большему накоплению хлорофилла способствовали корневые подкормки, тогда как у томатов лучшее действие оказывали внекорневые подкормки.

ЛИТЕРАТУРА

- Бойнтон Д. Сб. Внекорневое питание растений, 1956.
Кораблева Л. И. Применение известковых и магниевых удобрений на дерново-подзолистых почвах, 1954.
Магницкий К. П. Эффективность магниевых удобрений, 1957.
Мацков Ф. Ф. Внекорневое питание растений, 1957.
Сапожников Д. И., Бронштейн И. А., Красовская Т. А. Применение метода бумажной хроматографии для анализа пигментов пластид зеленого листа. Биохимия, т. 20, вып. 3, 1955.

- Yacob A. Magnesia, der fünfte Pflanzenhauptnährstoff. Stuttgart, Enke, 1955.
 Oland K. and Opland T. B. Uptake of Magnesium by Apple Leaves. *Physiologia Plantarum*, vol. 9, 1956.
 Welte E. und Werner W. Über die physiologischen Funktionen des Magnesiums in der Pflanze. *Landwirtschaft. Forsch., Sonderheft*, 13, 1959.
 Wittwer S. H. and Teubner F. G. Foliar absorption of mineral nutrients. *Ann. Rev. Plant Physiol.*, 9, 1959.
 Zimmermann M. Magnesium on plants. *Soil Sci.*, vol. 63, No. 1, 1947.

ВЛИЯНИЕ МАЛОНОВОЙ КИСЛОТЫ НА ДЫХАНИЕ И ПРЕВРАЩЕНИЕ ОРГАНИЧЕСКИХ КИСЛОТ У БОБОВЫХ РАСТЕНИЙ

А. Н. Пантелеев, Н. П. Михалева

Ленинградский госуниверситет им. А. А. Жданова

Малоновая кислота, являясь ингибитором сукцинатдегидрогеназы, при определенных концентрациях подавляет клеточное дыхание, нарушая превращение янтарной кислоты в фумаровую в системе цикла Кребса. Однако у растений не всегда проявляется малонатное торможение дыхания (Джеймс, 1956; Петров-Спиридонов, 1962 и др.). В опытах с луком нами также не обнаружено ни угнетения дыхания, ни нарушения в превращении кислот у изучаемых растений под влиянием малоната (Пантелеев и Жуков, 1961, 1963).

С целью дальнейшего изучения особенностей действия малоновой кислоты на дыхание и кислотный обмен у растений в настоящей работе в качестве объектов исследования были выбраны люпин (синий), горох (сорт 'Неистошимый') и фасоль (сорт 'Сакса'). Эти и некоторые другие исследованные виды бобовых растений отличаются способностью к образованию и накоплению в листьях малоновой кислоты как естественного метаболита в обмене веществ (Солдатенков и Мазурова, 1957). Малоновая кислота, следовательно, не является для них чужеродным субстратом и принимает участие в метаболизме кислот.

Методика

Опыты проводились на срезанных листьях. Применялась та же методика, что и в опытах с луком. В листья вводился методом вакуумной инфильтрации 0,1 М раствор малоната калия, приготовленный на фосфатном буфере при pH 4,5—5. Контрольные растения инфильтровались раствором буфера. Бралась порция листьев по 30 или 40 г. После инфильтрации одни порции листьев сразу же фиксировались сухим жаром, затем высушивались при 60° и анализировались для определения исходного содержания органических кислот. Другие порции анализировались аналогично после экс-

позиции в опытах по дыханию, через 20—48 часов. Листья помещались в специальную камеру и подключались к прибору Солдатенкова и Чеснокова, с помощью которого определялась интенсивность дыхания по CO_2 и O_2 , непрерывно в течение всей экспозиции.

Анализ органических кислот проводился с применением ионообменных смол и хроматографии на бумаге по методу Солдатенкова и Мазуровой (1962).

Результаты исследований

I. Влияние малоновой кислоты на интенсивность дыхания листьев.

Данные о действии малоната на интенсивность дыхания листьев люпина, гороха и фасоли приведены в таблице 1. Полученные результаты показывают, что инфильтрация 0,1 М раствора малоната калия в листья люпина не вызывает у них угнетения дыхания, а в ряде случаев даже несколько стимулирует его. Интенсивность дыхания опытных растений по сравнению с контрольными составляет около 98—133% по O_2 и 104—143% по CO_2 .

У листьев гороха малонат в большинстве случаев также не тормозил дыхания и оно протекало с той же интенсивностью, что и у контрольных растений. Небольшое угнетение дыхания под влиянием малоната наблюдалось у листьев фасоли, и то не во всех случаях.

II. Влияние малоната на превращение органических кислот

1. Превращение кислот в листьях фасоли.

Органические кислоты листьев фасоли хорошо изучены (Чесноков, Жаботинский, Ильинская, 1962; Солдатенков и Мазурова, 1956). Эти растения отличаются довольно высокой общей кислотностью.

Среди ди- и трикарбоновых кислот преобладают лимонная и яблочная. Кроме них имеются янтарная и фумаровая, а также встречается щавелевая.

Наряду с обычными ди- и трикарбоновыми кислотами в листьях фасоли Солдатенковым и Мазуровой были открыты новые кислоты первичного окисления сахаров, которые являются изомерами или производными продуктами окисления гексоз и пентоз, с одной или двумя карбоксильными группами. Названные авторы в листьях фасоли нашли малоновую кислоту, содержание которой может достигать свыше 40% от суммы ди- и трикарбоновых кислот. Ее накапливается до 2—3% на сухой вес листьев.

Как видно из данных таблицы 2, у исследуемых растений лимонная и яблочная кислоты в листьях составляют 82—87% от суммы ди- и трикарбоновых кислот, янтарная 3,6—4,4%,

Таблица 1

Интенсивность дыхания листьев люпина, гороха и фасоли, инфильтрированных 0,1 М раствором малоната калия

Варианты	Навес-ка (г)	Про-долж. (час.)	Поглощено O ₂		Выделено CO ₂		Дых. коэфф.
			мл	%	мг	%	
Люпин							
Фосф. буфер (контроль)	30	43	338,8	100	624,8	100	0,94
Малонат	„	„	356,9	106,0	679,8	108,8	0,97
Фосф. буфер (контроль)	„	43	338,8	100	624,8	100	0,94
Малонат	„	„	372,2	109,8	723,8	116,8	0,99
Фосф. буфер (контроль)	„	43	242,2	100	422,8	100	1,03
Малонат	„	„	322,9	133,3	604,0	142,8	1,10
Фосф. буфер (контроль)	„	43	349,8	100	651,2	100	0,95
Малонат	„	„	345,8	98,7	677,6	104,1	1,0
Горох							
Фосф. буфер (контроль)	40	21	347,3	100	704,0	100	1,03
Малонат	„	„	329,2	94,8	690,8	98,1	1,07
Фосф. буфер (контроль)	„	21	280,5	100	589,6	100	1,07
Малонат	„	„	276,0	98,3	602,3	102,2	1,10
Фосф. буфер (контроль)	„	21	267,0	100	475,2	100	0,91
Малонат	„	„	260,6	97,6	479,6	100,9	0,94
Фосф. буфер (контроль)	„	21	327,4	100	662,2	100	1,03
Малонат	„	„	210,8	64,7	514,8	77,7	1,24
Фасоль							
Фосф. буфер (контроль)	40	20	245,4	100	545,6	100	1,10
Малонат	„	„	222,7	90,7	435,6	79,9	0,99
Фосф. буфер (контроль)	„	20	286,3	100	576,4	100	1,02
Малонат	„	„	240,9	84,2	484,0	83,9	1,02
Фосф. буфер (контроль)	„	20	302,2	100	620,4	100	1,04
Малонат	„	„	275,1	91,0	550,0	88,6	1,02
Фосф. буфер (контроль)	„	20	282,6	100	528,0	100	0,96
Малонат	„	„	264,6	93,6	536,8	101,6	1,03

фумаровая 2,2—3,4%. На долю малоновой кислоты среди них приходится 7—11%.

У контрольных растений в темноте происходит характерное превращение яблочной кислоты. Ее количество за 22 часа уменьшается на 101—135 мг или на 42—50% от исходного. Одновременно происходит образование лимонной кислоты, и ее содержание увеличивается на 50—58%, что составляет 97—123 мг. Очевидно, яблочная кислота превращается почти в эквивалентных количествах в лимонную. На фоне этих кислот превращение янтарной и фумаровой с количественной стороны не является существенным.

Таблица 2

Превращение органических кислот в листьях фасоли при инфильтрации
0,1 М раствора малоната калия (в мг на 40 г сырого веса)

Варианты	Продолж. опыта (час.)	Общая кислотн. (в мг экв.)	Ди- и трикарбоновые кислоты												
			Всего		Лимонная		Яблочная		Янтарная		Фумаровая		Малоновая		
			мг	в % от общ. кисл. по Ва	мг	в % от исход.	мг	в % от исход.	мг	в % от исход.	мг	в % от исход.	мг	в % от исход.	
Фосфат. буфер	исход.		130,7	586,4	70,0	240,7	100	269,3	100	20,9	100	12,6	100	42,9	100
„ „	опытн.	22	123,4	592,5	76,0	363,1	150,8	134,5	50,0	26,0	124,4	25,4	200	43,5	101
„ „	исход.		135,2	495,3	58,1	166,4	100	236,0	100	22,1	100	17,2	100	53,6	100
„ „	опытн.	22	126,8	499,4	63,1	263,3	158,2	135,9	57,5	15,6	70,5	15,6	90,7	59,0	110
Малонат	исход.		149,2	662,5	70,7	182,0	100	265,6	100	19,8	100	19,6	100	175,5	100
„	опытн.	22	128,3	548,8	65,4	334,1	183,5	131,1	49,4	следы		следы		82,9	47,2
„	исход.		172,1	653,5	70,1	183,5	100	299,6	100	24,5	100	22,8	100	123,1	100
„	опытн.	22	134,0	490,9	58,9	242,1	132,0	126,7	42,3	37,2	152,0	18,3	80	66,6	54,1

Обогащение листьев малонатом не нарушает процесс превращения кислот. В них идет активное потребление яблочной и параллельно увеличивается содержание лимонной. Янтарная кислота ведет себя так же, как и у контрольных растений, и ее содержание колеблется в небольших количествах как в одну, так и в другую сторону.

Содержание малоновой кислоты, после ее инфильтрации, увеличилось в листьях в 2,5—4 раза. Ее доля среди ди- и трикарбоновых кислот возросла с 7,3—10,8% до 19—26%.

Сама малоновая кислота подвергается превращениям. За время опыта ее было израсходовано 57—92 мг, т. е. около половины от исходного содержания.

2. Превращение кислот в листьях люпина.

Листья люпина имеют, как и листья фасоли, высокую общую кислотность. Ди- и трикарбоновые кислоты представлены в них преимущественно яблочной и лимонной. Имеется в люпине малоновая кислота, количество которой может составлять до 1% от сухого веса листьев.

Данные по превращению кислот у люпина приведены в таблице 3. Как у контрольных, так и у опытных растений, обогащенных малонатом, превращение кислот протекает одинаково. Оно сопровождается усиленным расходом яблочной кислоты и активным накоплением лимонной. Других ди- и трикарбоновых кислот и, в частности, янтарной в листьях не накапливается. Но в отличие от фасоли у люпина яблочной кислоты расходуется в листьях контрольных и опытных растений значительно больше, чем накапливается лимонной. Большая часть ее превращается каким-то иным путем. Возможно, что она используется на дыхание или непосредственно как таковая или предварительно трансформируясь в сахар. Подобное превращение яблочной кислоты, меченой C^{14} , было показано, например, в прорастающих бобах клещевины (Benedict, Beevers, 1962).

Что касается малоновой кислоты, то ее содержание за время опыта практически остается без изменений как у контрольных, так и у опытных растений люпина.

3. Превращение кислот в листьях гороха.

В листьях гороха кислот содержится обычно меньше, чем в листьях фасоли. Среди ди- и трикарбоновых кислот большая доля приходится на яблочную и лимонную. В небольших количествах найдена янтарная. В листьях гороха накапливается малоновая кислота (Солдатенков и Мазурова, 1956).

Из данных таблицы 4 следует, что у гороха, так же как у фасоли и люпина, превращение кислот у контрольных растений сопровождается переработкой яблочной кислоты и накоплением лимонной. За время опыта яблочной расходуется 36—130 мг

Таблица 3

Превращение органических кислот в листьях синего люпина при инфильтрации 0,1 М раствора малоната калия (в мг на 30 г сырого веса)

Варианты	Продолж. опыта (час.)	Общая кислот. (в мг экв. Ва)	Всего		Ди- и трикарбоновые кислоты							
			мг	в % от общ. кис- лотн. по Ва	Лимонная		Яблочная		Янтарная		Малоновая	
					мг	в % от исход.	мг	в % от исход.	мг	в % от исход.	мг	в % от исход.
Фосфат. буфер исход.		159,8	675,9	64,6	94,6	100	541,8	100	нет	0	39,4	100
„ „ опытн.	44	138,4	469,6	52,8	155,4	164,3	271,0	50,0	„	0	43,1	109,0
„ „ исход.		159,6	656,8	60,0	87,0	100	524,6	100	„	0	45,2	100
„ „ опытн.	44	140,0	496,1	54,1	170,2	195,0	270,7	51,6	„	0	45,2	100
Малонат исход.		205,4	860,4	65,2	81,9	100	659,0	100	„	0	120,0	100
„ „ опытн.	44	130,0	442,1	57,9	112,1	137,6	204,0	30,9	„	0	125,3	104,4
„ „ исход.		200,6	866,8	67,9	73,6	100	644,5	100	„	0	148,7	100
„ „ опытн.	44	129,8	500,2	63,2	144,0	195,0	206,4	32,0	„	0	149,8	100,7

Таблица 4

Превращение органических кислот в листьях гороха при инфильтрации
0,1 М раствора малоната калия (в мг на 40 г сырого веса)

Варианты	Продолж. опыта (час.)	Общая кислотн. в мг экв. по Ва	Ди- и трикарбоновые кислоты									
			Всего		Лимонная		Яблочная		Янтарная		Малоновая	
			мг	в % от общей кисл. по Ва	мг	в % от исход.	мг	в % от исход.	мг	в % от исход.	мг	в % от исход.
Фосфат. буфер исход.		110,1	364,8	50,5	96,0	100	257,0	100	следы		11,8	100
" опытн.	20	109,3	305,6	43,8	166,5	173,4	126,7	49,9	следы		12,4	105,0
" исход.		124,3	307,4	38,4	98,1	100	177,2	100	12,4	100	19,7	100
" опытн.	20	118,8	383,4	50,7	190,8	194,5	141,5	80,0	31,0	250	20,1	102,0
Малонат исход.		154,1	531,4	56,4	166,3	100	261,7	100	35,3	100	68,1	100
" опытн.	20	113,3	295,3	49,0	69,9	42,0	59,6	22,7	106,0	300	59,8	87,8
" исход.		120,0	448,2	55,2	93,0	100	248,1	100	34,6	100	72,5	100
" опытн.	20	107,9	303,1	44,0	93,9	100	107,4	43,4	61,2	180	39,8	54,9

или 25—50% от имевшегося ее количества, а содержание лимонной увеличивается на 70—92 мг или на 73—94%.

Подобное же превращение яблочной кислоты происходит в листьях гороха и после инфильтрации в них раствора малоната. Однако переработка яблочной кислоты в этих вариантах не приводила к накоплению лимонной. Количество последней или поддерживалось на прежнем уровне или уменьшалось.

Одновременно у гороха, в отличие от других изучавшихся бобовых растений фасоли и люпина, при обогащении листьев малонатом наблюдается заметное накопление янтарной кислоты. Ее количество повышается на 27—71 мг и по сравнению с исходным содержанием возрастает в 1,8—3 раза. При этом следует отметить, что у гороха небольшое накопление янтарной кислоты наблюдалось и у отдельных контрольных вариантов, при низком содержании малоновой кислоты.

После инфильтрации количество малоновой кислоты в листьях гороха увеличилось в 3,5—5 раз. Наряду с другими кислотами она вовлекается в обмен, и к концу опыта ее содержание снижается на 12—45%.

Таким образом, проведенные исследования показали, что у бобовых растений — люпина, гороха и фасоли — относительно высокие концентрации малоната не вызывают в листьях специфического нарушения механизма дыхания и взаимопревращения ди- и трикарбоновых кислот. Некоторые отклонения, наблюдаемые у фасоли и гороха, не носят типичного характера и затрагивают или процесс дыхания без одновременного нарушения кислотного обмена (у фасоли) или, наоборот, отражаются на превращении кислот, не вызывая, как правило, нарушения дыхания (горох). Абсолютное содержание малоновой кислоты и ее доля среди других ди- и трикарбоновых кислот опытных растений после обогащения их малонатом варьировали в пределах, приведенных в таблице 5.

Таблица 5

Содержание малоновой кислоты и ее доля среди других органических кислот в листьях растений (в мг на 30 или 40 г сырого веса)

Растения	Количество кислот			
	Ди- и трикарбон. кислоты (мг)	Малоновая кислота		
		мг	% от ди- и трикарбон. кислот	увеличение к контролю
Горох	448—531	68—73	12,8—16,1	3—6 раз
Фасоль	653—662	123—175	19,1—26,5	2,5—4 раза
Люпин	860	122—149	14,1—17,1	3 раза

Количество малоновой кислоты увеличилось по сравнению с ее содержанием у контрольных растений в 3—6 раз.

Тем не менее столь существенные изменения в содержании малоновой кислоты, как уже отмечалось, не вызывают характерного малонатного эффекта. Возможно, что механизм дыхания у исследованных растений осуществляется не только через систему цикла ди- и трикарбоновых кислот, но также какими-то иными путями.

Литературные данные свидетельствуют о том, что у некоторых видов растений малонатный эффект может иметь место или отсутствовать в зависимости от условий углеводного питания. Такого рода данные были получены для разных сортов сои (Петров-Спиридонов, 1962), а также для колеоптилей овса и листьев шпината (Джеймс, 1956).

Что касается метаболизма малоновой кислоты в листьях, то ее усвоение, очевидно, легко может осуществляться путем декарбоксилирования, с образованием ацетата. Подобное превращение было показано, например, на листьях фасоли с помощью меченого углерода C^{14} (Young & Shannon, 1959). Джованелли и Стампф (1957), Вагелос и Ерл (1959) пришли к заключению, что малонил-КоА является промежуточным звеном при окислении пропионовой кислоты митохондриями земляного ореха до CO_2 и ацетата. Ферменты декарбоксилирования малоновой кислоты обнаружены также у некоторых бактерий, в частности, у *Pseudomonas fluorescens* (Hagaichio, 1953; Wolf, Ivler, Rittenberg, 1954).

Усвоение малоновой кислоты наблюдается не только у тех растений, где она образуется естественным путем, как, например, у фасоли. Ее переработка происходит также в тканях ряда других растений, в которых она не обнаружена и вводилась искусственно. Это было установлено, например, в луке (Пантелеев и Жуков, 1961), на листьях табака (King, 1953), на срезах клубней картофеля (Bentley, 1952). Очевидно, у таких растений имеются соответствующие ферментные системы, которые способны осуществлять превращение лимонной кислоты.

ЛИТЕРАТУРА

- Джеймс В. Дыхание растений. М., ИЛ, 1956.
Пантелеев А. Н., Жуков Л. Б. Особенности действия малоновой кислоты на превращения органических кислот у растений. V-й Межд. Биохим. конгресс, т. 2, 404, 1961.
Пантелеев А. Н., Жуков Л. Б. Влияние малоновой кислоты на дыхание и превращение органических кислот у лука. Вестник Лен. гос. ун-та, сер. биол., № 21, 1963.
Петров-Спиридонов А. Е. Действие малоновой кислоты на дыхание листьев сои. Изв. ТСХА, вып. 2, 206, 1962.

- Солдатенков С. В., Мазурова Т. А. Новые кислоты первичного окисления сахаров у бобовых растений. Биохимия, т. 21, в. 6, 1956.
- Солдатенков С. В., Мазурова Т. А. Образование органических кислот при прорастании семян бобовых растений. Биохимия, т. 21, в. 5, 1956.
- Солдатенков С. В., Мазурова Т. А. Малоновая кислота в листьях бобовых растений. Биохимия, т. 22, в. 1—2, 1957.
- Солдатенков С. В., Мазурова Т. А. Анализ органических кислот растений методом ионообменных смол и хроматографии на бумаге. Сб. «Методика количеств. хроматогр. сахаров, орг. кислот и аминокислот у растений». М.—Л., Изд. АН СССР, 1962.
- Чесноков В. А., Жаботинский Г. Х., Ильинская Н. Л. Органические кислоты растений. Тр. Петергоф. Биол. ин-та, № 19, 1962.
- Benedict C. R., Beevers H. Formation of sucrose from malate in germinating castor beans. I. Conversion of malate to phosphoenol-peruvate. Plant Physiol., v. 36, N 5, 1961.
- Bentley L. Occurrence of malonic acid in plants. Nature, 170, 847, 1952.
- Giovanelli and Stumph. A new pathway for propionate oxidation. Journ. of American Chem. Soc., 79, 2652, 1957.
- Hagaichio. Participation of ATP and coenzyme A in the enzymatic decarboxylation of malonic acid. Journ. Amer. Chem. Soc., 75, 4307, 1953.
- Vagelos and Earl. Propionic acid metabolism. Journ. of Biolog. Chem., 234, 9, 1959.
- Wolf J. B., Ivler D., Rittenberg S. Malonate decarboxylation *Pseudomonas fluorescens*. Journ. of Biol. Chem. 209, 867, 1954.
- Young R. U. and Shannon E. M. Malonate as a participant in organic acid metabolism in Buch bean leaves. Plant Physiol., v. 34, N 2, 1959.

О РОЛИ ЛИСТЬЕВ В СНАБЖЕНИИ КОРНЕЙ АСКОРБИНОВОЙ КИСЛОТОЙ И В ЕЕ БИОСИНТЕЗЕ

Т. В. Чиркова

Ленинградский госуниверситет им. А. А. Жданова

Вопрос о роли листьев в снабжении корней аскорбиновой кислотой и в ее биосинтезе возник в связи с исследованием значения листьев в снабжении кислородом корней, находящихся в условиях анаэробноза (Солдатенков и Чиркова, 1963).

В процессе работы необходимо было выяснить, поступает ли из листьев кислород в корни, или же водород в составе промежуточных метаболитов дыхания идет из корней в листья, где и происходит затем его окисление.

Предполагалось, что в цепи передачи водорода от корней к листьям может участвовать такая широко распространенная в растениях окислительно-восстановительная система как аскорбиновая кислота и ее дегидроформа.

Однако определение обеих форм аскорбиновой кислоты показало, что передачи водорода из корней в листья не происходит. При этом оказалось, что результаты анализа восстановленной формы аскорбиновой кислоты имеют самостоятельное

значение, связанное с условиями биосинтеза и передвижения аскорбиновой кислоты в растениях.

Объектами нашего исследования являлись фасоль сорта 'Сакса' и русские бобы. Опытные растения выращивались на растворе Кнопа.

Корневую систему отобранных для опыта растений помещали в герметические стеклянные камеры (Солдатенков и Чжао сян-дуан, 1961). Концы корней в камере погружали в воду. Анаэробные условия в камерах создавали замещением в них воздуха водородом или азотом. После 30—60-минутного пропускания газа в камеру производился анализ газовой смеси на полноту удаления кислорода газоанализатором Хольдэна.

Аскорбиновая кислота определялась титрованием 2,6-дихлорфенолиндофенолом вытяжек из листьев, корней фасоли и бобов.

Варианты опытов в приводимой ниже таблице 1 представлены в виде дроби. Числитель обозначает газовую атмосферу, в которой находится надземная часть растения, а знаменатель — газ, в который помещены корни. Например, $\frac{В}{В}$ означает, что надземная часть и корни находятся в воздухе; $\frac{В}{Н_2}$ — надземная часть в воздухе, а корни в водороде и т. д. Отсутствие числителя указывает на то, что надземная часть растения удалена. Например, $\overline{Н_2}$ — растение обезглавлено, а корни его находятся в водороде.

В таблице 1 приведены средние из 5—7 определений, округленные цифры по содержанию аскорбиновой кислоты в корнях и листьях после 24—28-часового выдерживания растений в опытных условиях.

Таблица 1

Содержание аскорбиновой кислоты в листьях и корнях фасоли и бобов (в мг% на сырое вещество)

Растение	$\frac{В}{В}$	$\frac{В}{Н_2}$	$\overline{Н_2}$	$\overline{В}$	$\frac{В}{Н_2}$ без листьев	$\frac{В}{Н_2}$ кольцо	$\frac{В}{В}$ кольцо	$\frac{В}{Н_2}$ пробка	$\frac{В}{Н_2}$ кольцо + пробка
Листья									
Фасоль	103	81	—	—	—	76	91	92	75
Бобы	108	88	—	—	—	85	87	103	87
Корни									
Фасоль	39	24	0	10,3	6,5	1,5	24	16	0,5
Бобы	37	25	0	9,5	9,0	7,0	20	20	5,0

Как показывают приводимые данные, помещение корней фасоли и бобов в анаэробные условия несколько снижает содержание аскорбиновой кислоты в корнях по сравнению с количеством ее в нормальных условиях, то есть при обеспечении корней кислородом.

Корни же фасоли и бобов, отделенные от надземной части, полностью расходуют в анаэробных условиях аскорбиновую кислоту. Новообразования ее при отсутствии кислорода не происходит.

В корнях растений, лишенных надземной части, но находящихся в воздухе, содержание аскорбиновой кислоты снижается в 4 раза, по сравнению с корнями неповрежденных растений в воздухе. Таким образом, отделенные корни фасоли и бобов в нормальных кислородных условиях в ограниченной степени способны к биосинтезу аскорбиновой кислоты.

Для того, чтобы установить, являются ли листья источником аскорбиновой кислоты для корней, у опытных растений производилось удаление листовых пластинок. Как и следовало ожидать, в результате этой операции количество аскорбиновой кислоты в корнях, находящихся в анаэробных условиях, снизилось в 3—4 раза.

Таким образом, основным поставщиком аскорбиновой кислоты для корня, находящегося в анаэробных условиях, является лист.

Следующим вопросом, который естественно возник в ходе работы, было выяснение пути, по которому идет передвижение аскорбиновой кислоты. С этой целью производилось кольцевание стеблей паром, которое должно было блокировать передвижение веществ по живым элементам стебля.

В корнях окольцованных растений в анаэробных условиях наблюдалось резкое (в 3,5 раза у бобов и в 16 раз у фасоли) снижение количества аскорбиновой кислоты. Следовательно, передвижение аскорбиновой кислоты в корни, помещенные в анаэробные условия, происходит по проводящим пучкам флоэмы.

Кольцевание растений, корни которых находились в воздухе, также приводило к некоторому снижению содержания аскорбиновой кислоты по сравнению с корнями неповрежденных растений в воздухе. Приведенные цифры показывают, что в нормальных условиях дыхания приблизительно половина аскорбиновой кислоты притекает в корни из листьев.

На возможность передвижения аскорбиновой кислоты от листьев к другим органам растений указывают некоторые авторы. Так, Рубин, Арциховская и Спиридонова (1939), а также Рубин и Спиридонова (1941) считают, что аскорбиновая кислота в плодах шиповника является продуктом деятельности листа.

Поповская (1950) указывает на передвижение аскорбиновой кислоты из листьев в плоды и корнеплоды у некоторых растений.

Однако, как показано рядом исследователей (Солдатенков и Чиркова, 1963; Солдатенков и Чжао сянь-дуан, 1961; Аими, 1960), роль листьев может состоять также в обеспечении корней кислородом тогда, когда последние лишены его. Поэтому можно было предполагать, что листья, снабжая кислородом корни, находящиеся в анаэробных условиях, способствуют биосинтезу аскорбиновой кислоты непосредственно в корневой ткани.

Для выяснения этого вопроса у растений, корни которых помещены были в камеры с водородом или азотом, производилась закупорка центральной полости стебля низкоплавким парафином. Это несколько затрудняло передвижение кислорода к корням, но не могло полностью перекрыть его путь, поскольку, как показали наши исследования (Солдатенков и Чиркова, 1963), поступление кислорода в корни осуществляется кроме центральной полости стебля и по проводящей системе флоэмы вместе с ассимилятами.

Выведение из строя одного из путей движения кислорода вызвало некоторое снижение в содержании аскорбиновой кислоты в корнях, заключенных в камеры с водородом.

Сочетание же закупорки центральной полости стебля с кольцеванием его паром способствует еще большему уменьшению количества аскорбиновой кислоты в корнях по сравнению с корнями только окольцованных растений.

Небольшое количество аскорбиновой кислоты, которое обнаружено в корнях варианта «кольцо + пробка», объясняется, вероятно, тем, что поступление кислорода идет, кроме указанных путей, и по межклетникам паренхимы, путь по которым не нарушается при кольцевании стебля паром. Отсюда следует, что для биосинтеза аскорбиновой кислоты кислород необходим.

Этот вывод совпадает с точкой зрения ряда авторов (Рубин, Арциховская и Спиридонова, 1939; Поволоцкая, 1937; Рубин, 1940; Алешин, 1959), определивших аскорбиновую кислоту в проростках семян различных растений, предварительно выдержанных в воздухе или азоте.

Рубин с сотрудниками (1939, 1940, 1941) указывает, что возникновение аскорбиновой кислоты — результат специфически направленного процесса окисления сахаров в присутствии кислорода. Одновременно идет и быстрое разрушение витамина С и, вместе с тем, ускоренное новообразование его, причем последнее преобладает. Поэтому интенсивный биосинтез аскорбиновой кислоты возможен в растительных тканях, характеризующихся высоким уровнем окислительно-восстановительных процессов.

В плоды, отличающиеся от листьев пониженным дыханием, аскорбиновая кислота целиком притекает из листьев.

Корень занимает, вероятно, промежуточное положение; в нормальных условиях дыхания часть аскорбиновой кислоты поступает в него из листьев, а другая — синтезируется в тканях корня.

При недостатке кислорода в зоне корней готовую аскорбиновую кислоту, а также кислород, необходимый как для биосинтеза аскорбиновой кислоты, так и для других проявлений жизнедеятельности любой ткани, корни получают из листьев.

Способность листьев обеспечивать корни аскорбиновой кислотой и кислородом — еще один пример физиологической взаимосвязи органов растения и приспособления его к меняющимся условиям среды.

ЛИТЕРАТУРА

- А и м и Р. Нихон сакумоцу гаккай кидзи. *Proc. Crop. Sci. Soc. Japan*. 29, № 1, 51—54, 1960.
- А л е ш и н Е. П. Физиологические особенности прорастания семян риса. Автореферат канд. диссертации, ИФР, 1959.
- П о в о л о ц к а я К. Л. Витамин С в прорастающих семенах. *Проблемы витаминов*. Сб. 2. 20—57, 1937.
- П о п о в с к а я Е. М. К вопросу об образовании и передвижении аскорбиновой кислоты в растениях. *Биохимия*, т. 15, 249, № 3, 1950.
- Р у б и н В. А., А р ц и х о в с к а я Е. В., С п и р и д о н о в а Н. С. Окислительный режим в живой ткани и его влияние на динамику витамина С. *Биохимия*, т. 4, в. 3, 268, 1939.
- Р у б и н В. А., С п и р и д о н о в а Н. С. Значение окислительной активности растительной ткани для синтеза аскорбиновой кислоты. *ДАН СССР*, 6, 31, 1941.
- Р у б и н В. А. Современные представления об условиях образования витамина С в растениях. *Природа*, № 6, 99—102, 1940.
- С о л д а т е н к о в С. В. и Ч ж а о с я н ь - д у а н. Роль листьев фасоли и кукурузы в дыхании корней, лишенных кислорода. *Физиология растений*, т. 8, в. 4, 385, 1961.
- С о л д а т е н к о в С. В. и Ч и р к о в а Т. В. О роли листьев в дыхании корней, лишенных кислорода. *Физиология растений*, т. 10, в. 5, 1963.

ОТНОШЕНИЕ ДЫХАНИЯ К ИНГИБИРОВАНИЮ В ЗАВИСИМОСТИ ОТ ОБЕСПЕЧЕННОСТИ ЛИСТЬЕВ ПШЕНИЦЫ НЕКОТОРЫМИ МЕТАБОЛИТАМИ

Д. М. Седенко, М. Г. Зайцева

Институт физиологии растений им. К. А. Тимирязева АН СССР

В ранее проведенных исследованиях (Зайцева, Седенко, Позднякова, 1962, 1962а) нами обнаружено, что дыхание листьев некоторых злаков, выращенных на Крайнем Севере (ст. Апа-

титы Мурманской обл., 67,4° с. ш.) отличалось повышенной чувствительностью к NaN_3 и KCN . Оказалось, что эта особенность дыхания коррелирует с низким содержанием фосфорных соединений в тканях. Последнее было связано с фосфорным голоданием, наблюдающимся у растений на железистом подзоле. При повышении содержания фосфорных соединений в растениях ингибирование дыхания ослаблялось. Отмечалось это как при внесении в северную почву повышенных доз фосфорных удобрений, так и при применении некоторых активаторов фосфорного и окислительного обмена (например, магния и микроэлементов). Вместе с тем, при инфильтрации фосфатных буферов в листья, степень подавления дыхания возрастала. Это могло служить указанием на то, что решающее значение в реакции дыхания на ингибитор имел обмен веществ в тех или иных условиях фосфатного режима, а не простое увеличение их содержания.

Согласно общепринятому мнению, до 90% освобождающейся энергии аккумулируется в реакциях окислительного фосфорилирования при передаче электронов от восстановленных пиридин-нуклеотидов к кислороду по цитохромному пути. Выращенные на подзолах растения, у которых сильно подавлялось дыхание, казалось бы, должны были обладать высокоэффективным дыханием, так как цианид действует именно на терминальные оксидазы. Вместе с тем у этих растений понижено содержание фосфора, и они характеризовались низкими темпами накопления сухого вещества и значительным отставанием в росте. Кажущееся несоответствие и заставило нас глубже заняться этим вопросом. В последние годы рядом авторов (Laties, 1959; Hackett, 1959; Loughmann, 1957; Hackett, Haas, Griffiths, Needergruet, 1960) установлено, что в хранящихся тканевых срезах наблюдается увеличение интенсивности дыхания, причем оно становилось нечувствительным к ингибиторам. Развитие цианид-устойчивого дыхания сопровождалось возрастанием способности тканей к поглощению фосфатов и переводу их в фосфорорганические соединения. Таким образом, в стареющих срезах намечалась известная аналогия с тем, что мы наблюдали у растений при активации фосфорного обмена, и обратная той, которая имела место при фосфорном голодании. О возможных местах в дыхательной цепи, с которыми связано поглощение фосфатов корнями ячменей, упоминается в работе Джексона и Хагена (1960). В связи с этим, задачей наших исследований явилось установление зависимости между фосфорным обменом и отношением дыхания к ингибированию у злаков. В значительной степени дыхание и сопряженное с ним фосфорилирование зависят от обеспеченности тканей теми или иными метаболитами. Поэтому с изучения влияния их на дыхание мы и начали свои исследования.

Методика

В работе использовалась пшеница сорта 'Лютесценс 62'. Растения выращивались методом водных культур на питательной смеси Кнопа, включающей все элементы, а также при исключении фосфора или азота. Испытуемые вещества вводились в питательные растворы или в тех же концентрациях инфильтрировались в корни и надземную массу растений. Определение дыхания проводилось манометрическим методом Варбурга при температуре 25,5° С. В качестве ингибитора дыхания использовался цианид калия (0,01 М). Фиксация и разделение фосфорных соединений велись по методу Шмидта и Таннгаузера, а определение фосфора — по Дениже с последующим колориметрированием на фотозлектроколориметре.

Результаты исследований

У растений, выращенных методом водных культур, при различном обеспечении фосфатами действительно сохранялись различия между вариантами, т. е. при дефиците фосфора дыхание было более чувствительным к ингибированию при выращивании в летнее время, когда интенсивность освещения была достаточной. В зимнее время картина могла быть иной. Известно, что в процессе фотосинтеза образуются углеводы — основные субстраты дыхания, а при фотосинтетическом фосфорилировании и АТФ, которые оказывают существенное влияние на процесс дыхания и в том числе на отношение дыхания к ингибированию.

В том, что уровень углеводов в тканях имеет определенное значение, убедил нас опыт с подкормкой растений сахарозой. В таблице 1 приведены данные по влиянию сахарозы на дыхание. Как видно, у растений в нормальных условиях фосфатного питания (+Р) добавление сахарозы (0,1 М) в среду и инфильтрация ее в корни и листья вызвала снижение интенсивности дыхания, причем уменьшалась также степень подавления его цианидом. У дефицитных по фосфору растений (—Р) даже через сутки не наблюдалось изменений в дыхании.

В связи с тем, что опыт продолжался в течение многих часов, скорее всего можно было предполагать, что изменения в дыхании листьев происходили под влиянием уже не самой сахарозы, а продуктов ее распада, тем более, что особенно четкие изменения наблюдались при инфильтрации сахарозы в корни. Такими возможными промежуточными соединениями могли быть пировиноградная кислота и 3-фосфоглицерат. Действительно, при введении этих соединений в питательный раствор через 24 часа в листьях снижалась чувствительность дыхания к цианиду. Подобный результат был получен через 23 и 46 часов после инфильтрации пирувата в листья и корни. 3-фосфоглицерат иногда вызывал повышение чувствительности дыхания к

Таблица 1

Влияние сахарозы на чувствительность дыхания к цианиду
(в $\mu\text{л O}_2$ на 1 г сырого веса в час)

Номер опыта	Условия питания	Условия опыта		об- щее	KCN		% не подавл. подавл.
					не по- давл.	по- давл.	
1	+Р	исх. состояние 12 час. + сахараза		380 279	190 175	190 104	50/50 62/38
	+Р	H ₂ O (26 час.)		357	118	239	33/67
2	инфильтрация	сахарозы	в листья в корни	330 256	175 169	155 87	53/47 66/34
		H ₂ O (24 час.)		435	270	165	62/38
		сахарозы	в листья в корни	461 404	292 233	169 171	63/37 58/42

цианиду. Очевидно, это являлось результатом различных путей превращения этих соединений.

В процессе дыхания при окислительных превращениях, и, в том числе, на конечных этапах передачи электронов к кислороду образуются соединения с богатыми энергией фосфатными связями. Согласно современным представлениям, эти соединения участвуют в регулировании дыхания. В связи с этим интересно было проследить за изменением чувствительности дыхания после введения в растения указанных соединений. При внесении АТФ (0,006 М) в питательный раствор через 2 часа сдвигов в дыхании листьев еще не происходило. Если определения проводились через 46 часов, то поглощение кислорода усиливалось, причем в большей степени возрастало дыхание, устойчивое к цианиду. Одинаковый характер изменений наблюдался у растений, выращенных в различных условиях фосфатного питания.

Очевидно, после введения АТФ усиливалась синтетическая деятельность в корнях. Подтверждением этому служит увеличение содержания как неорганического, так и фосфорорганических соединений в растениях (табл. 2). Влияние АТФ, введенной в питательный раствор, могло быть связано с повышением уровня содержания фосфора в питательном растворе (Купревич, 1949; Ратнер и Самойлова, 1955), определенное значение

Таблица 2

Влияние АТФ на дыхание и содержание фосфора у пшеницы

Условия питания	Условия опыта	Дыхание (в мл. O ₂)			органич. фосфор	не- органич. фосфор
		общее	KCN			
			не по- давл.	подавл.	в %	
+P	исходное состояние	348	281	67	100	100
	через 46 час. + АТФ	467	384	83	145	175
-P	исходное состояние	302	278	24	100	100
	через 46 час. + АТФ	420	350	70	82	496

мог иметь и углеводный компонент, а также аденин или продукты его разложения. На влиянии первых двух мы уже останавливались, поэтому явилась необходимость проверки действия соединений азота. Для этого растениям, голодавшим по азоту, давалась азотная подкормка и, наоборот, азот исключался из питательного раствора. Это приводило к резкому изменению отношения дыхания к яду. В первом случае применявшаяся ранее концентрация цианида стимулировала дыхание. После исключения азота из среды чувствительность к цианиду возрастала (табл. 3).

Таблица 3

Влияние азота на дыхание листьев пшеницы (в $\mu\text{л O}_2$ на 1 г сырого веса в час)

№№ опытов	Условия питания	Общее	KCN	
			не подавл.	подавл.
Опыт 1	Длительное азотное голодание через 24 часа после внесения азота	380	253	127
		347	367	0
Опыт 2	Полная питательная смесь через 4 дня после исключения азота	591	187	404
		615	111	505

Можно предположить, что при исключении азота из среды нарушался синтез аминокислот и белковых соединений, т. е. снижался общий уровень синтетической деятельности. И, наоборот, если растения после голодания получали азот, то происходила активизация синтетических процессов, мобилизовались углеводы, продукты гликолиза, компоненты цикла Кребса и др. Вследствие этого усиливалась трата макроэргических соединений, что вызывало интенсификацию процессов окислительного фосфорилирования. Благодаря большей скорости окислительно-восстановительных реакций ингибитор, возможно, в меньшей степени выдерживал конкуренцию за активную группу своего воздействия в ферментной системе. Суммируя полученные данные, можно предполагать, что напряженность обмена веществ и, в том числе, уровень макроэргических соединений в тканях влияли на отношение дыхания к ингибиторам. При большей напряженности процессов окислительного фосфорилирования передающая электроны система становилась менее подавляемой ядами. Наоборот, в условиях торможения использования АТФ реакции фосфорилирования ослаблялись и дыхание в большей мере подавлялось цианидом. Прямым подтверждением того, что именно АТФ повышала чувствительность дыхательной цепи к ингибитору, служили опыты с непосредственной инфильтрацией АТФ в ткани (табл. 4). При инфильтра-

Таблица 4

Влияние инфильтрации АТФ и АДФ на дыхание листьев пшеницы
(в $\mu\text{л O}_2$ на 1 г сырого веса в 1 час.)

Условия питания	Дыхание	Инфильтрация (+KCN)							
		H ₂ O	АТФ	H ₂ O	АТФ	H ₂ O	АДФ	H ₂ O	АДФ
+Р	устойч. подавл.	207	122	110	74	80	80	255	188
		359	456	253	418	392	500	164	249
-Р	устойч. подавл.	92	110	—	—	154	229	107	167
		342	455	—	—	374	374	452	403

ции АДФ в ткани растений (варианты +Р и -Р) реакция могла быть различной. В случае нормального снабжения фосфором увеличивалось подавляемое дыхание, тогда как при дефиците его дыхание могло становиться менее чувствительным к цианиду. Очевидно, в этом случае усиливались реакции фосфорилирования. По мнению Чанса и Хаджихара (1962), АТФ и АДФ являются веществами, которые оказывают влияние на

состояние динамического равновесия переносчиков и направление потока электронов. Иными словами, отношение $\frac{АДФ + Р}{АТФ}$ контролирует направление переноса электронов в дыхательной цепи.

Наконец, нами были поставлены опыты, в которых испытывалось действие ДНФ — яда, как известно, подавляющего окислительное фосфорилирование. Хотя прошло уже довольно много времени с момента открытия Энгельгардтом (1930 г.) окислительного фосфорилирования, но механизм этих превращений остается до сих пор нераскрытым. Существует несколько точек зрения на механизм разобщения окисления и фосфорилирования. При применении динитрофенола в определенной концентрации можно без торможения окислительных превращений вызвать нарушение реакций фосфорилирования. Такой стимулирующей дыхание у пшеницы концентрацией была $5,10^{-4}$ М. После 6-дневного пребывания растений на питательных растворах с добавлением ДНФ дыхание в листьях в большей степени подавлялось цианидом. При дефиците фосфора это проявлялось в большей мере (табл. 5). Даже после 2-дневного пребывания растений на растворе динитрофенола (вар. +Р и —Р) у них степень ингибирования дыхания возрастала.

Таблица 5

Влияние ДНФ на ингибирование дыхания листьев пшеницы (в мл. O_2 на 1 г сырого веса в час)

Условия опыта			Общее	KCN		устойч.
				устойч.	подавл.	подавл.
3 лист	+Р	исходное	500	186	314	37/63
		6 дней + ДНФ	587	105	482	18/82
4 лист	+Р	7 дней + ДНФ	666	355	311	53/47
	—Р		689	222	467	32/68
3 лист	+Р	исходное	272	132	140	49/51
		2 дня + ДНФ	356	148	208	42/58
3 лист	—Р	исходное	321	239	82	72/28
		2 дня ± ДНФ	416	214	202	51/49

Проведенное фракционированное определение фосфорных соединений в последнем опыте позволило отметить резкое сокращение количества фосфорорганических соединений по всем фракциям и увеличение доли неорганического у растений варианта +Р. Подобное же уменьшение фосфорорганических соединений, с одновременным снижением содержания неорганического фосфора, происходило у растений варианта —Р. Эти

опыты показали, что подавление реакций окислительного фосфорилирования сопровождалось увеличением чувствительности дыхания к цианиду.

На основании полученных данных можно заключить, что на степень чувствительности дыхания к ингибиторам существенное влияние оказывали не только условия корневого (фосфатного, азотного) питания, но и интенсивность освещения. Под влиянием этих внешних факторов происходят существенные изменения в метаболизме, которые и определяют отношение дыхания к ингибированию. Дыхание становилось устойчивым к ингибиторам в условиях активного метаболизма при большой напряженности синтетических процессов. Установленная корреляция между устойчивостью дыхания и изменением содержания фосфорорганических соединений, а также усиление подавляющего действия яда под влиянием динитрофенола позволили предположить, что основное значение в отношении чувствительности дыхания к яду имели реакции окислительного фосфорилирования. Подтверждением этому служат работы Хакетта (1960), в которых было установлено, что цианид может тормозить окислительное фосфорилирование не в меньшей степени, чем специфический разобщающий яд ДНФ.

ЛИТЕРАТУРА

- Зайцева М. Г., Седенко Д. М., Позднякова В. А. Влияние фосфора и магния на дыхание растений, культивируемых на почвах Кольского полуострова. Физиология растений, т. 9, вып. 1, 1962.
- Зайцева М. Г., Седенко Д. М., Позднякова В. А. Обмен веществ у пшеницы в связи с условиями питания на Крайнем Севере. Сб. «Растение и среда», т. 4, 1962а.
- Купревич В. Ф. Внемклеточные ферменты корней высших автотрофных растений. ДАН СССР, т. 68, № 5, 1949.
- Ратнер Е. И., Самойлова С. А. Внемклеточная фосфатазная активность корней. Физиология растений, т. 2, № 1, 1955.
- Чанс Б., Хаджихара Б. Прямые спектрофотометрические изменения взаимодействия компонентов дыхательной цепи с АТФ, АДФ, фосфатом и разобщающими веществами. Тр. V МБК, симпозиум 5, 1962.
- Hackett D. P. Respiratory mechanisms in higher plants. Ann. Rev. Plant Physiol., v. 10, 1959.
- Hackett D. P., Haas D. W., Griffiths S. K., Neederpruem D. J. Studies of development of cyanide-resistant respiration in potato tuber slices. Plant Physiol., v. 35, N 1, 1960.
- Hackett D. P., Rice B., Schmid C. The partial dissociation of phosphorylation from oxidation in plant mitochondria by respiratory chain inhibitors. J. Biol. Chemistry, v. 235, N 7, 1960.
- Jackson P. C., Hagen C. E. Products of orthophosphate absorption by barley roots. Plant Physiol., v. 35, N 4, 1960.
- Laties G. G. The nature of the respiratory Rice in slices of chicory roots. Arch. Biochem. a. Biophys., v. 79, 1959.

- Loughmann B. C., Russell R. S. The absorption and utilization of phosphate by young barley plants. J. Exp. Bot., v. 8, N 23, 1957.
- Schmidt G., Thannhauser S. J. A method for determination of desoxyribonucleic acid, ribonucleic acid and phosphoproteins in animal tissues. Biol. Chem., v. 161, N 1, 1945.

ЗАВИСИМОСТЬ РОСТА, РАЗВИТИЯ И УРОЖАЙНОСТИ РАСТЕНИЙ ОТ УСЛОВИЙ ПРОРАСТАНИЯ СЕМЯН

Э. Халлер

Эстонская сельскохозяйственная академия

Накопление органического вещества у растений, учитываемого в форме урожая, в основном связано с тем периодом их онтогенеза, когда развиты органы ассимиляции — зеленые листья. Поэтому распространенным является мнение, что урожай растений в основном формируют те условия среды, которые господствуют в названный период.

Правда, в литературе по растениеводству очень часто можно найти ссылки на то, что регулирование того или иного необходимого фактора жизни необходимо проводить в начальные фазы роста растений, но при этом все же в большинстве случаев речь идет о том периоде, когда у растения уже образовались зеленые листья.

В данной статье мы стараемся показать, что рост, развитие и особенно урожай растений в значительной степени зависят от тех условий внешней среды, которые имеются в наличии во время прорастания семян, т. е. в период до появления всходов, хотя растения, развивающиеся из семян, в это время еще не имеют функционирующих зеленых листьев.

Наша точка зрения является в некотором отношении новой. Созданная акад. Т. Д. Лысенко (1949) теория стадияльного развития растений, обширный опытный материал, полученный им и его учениками, убеждают нас в том, что развитие растений и следовательно также их урожай определяются уже при прохождении стадии яровизации. Последняя совершается как в фазе прорастания семян, так и в последующей фазе. В комплексе факторов внешней среды, необходимых для прохождения стадии яровизации, определяющее значение имеет температура.

Результаты наших опытов показали, что и все другие факторы жизни растений, как реакция, влажность и аэрация почвы, доступность питательных веществ и т. д., которые влияют на развивающееся растение в фазе прорастания, вызывают довольно значительные изменения также и в последующих фазах онтогенеза растений, усиливая или ослабляя процесс ассимиляции и тем самым повышая или снижая урожай. До настоя-

шего времени этим вопросам уделялось недостаточное внимание.

Исследование упомянутых вопросов проводится автором с 1954 года (Халлер, 1957) и к настоящему времени накоплен значительный опытный материал.

Как известно, донник и люцерна, являясь кальцефильными культурами, на кислой почве вообще не растут или дают очень низкие урожаи. Нам, однако, удалось названные культуры весьма успешно выращивать уже в течение ряда лет на дерново-подзолистых почвах с pH_{KCl} 4,0—4,5, применяя для этого соответствующие воздействия на развивающиеся растения в фазе прорастания семян. Так, в 1957 году на экспериментальной базе Полли Эстонского научно-исследовательского института земледелия (Халлер, 1961) был заложен опыт на дерново-среднеподзолистой суглинистой почве с pH_{KCl} 5,2. Ниже приводим данные по четырем следующим вариантам указанного опыта:

1) Семена донника были высеяны первоначально на дерново-карбонатной почве с pH_{KCl} 7,0—7,2 и ко времени появления у части семян корешков они были вынуты из почвы, инокулированы и высеяны в кислую подзолистую почву (pH_{KCl} 5,2);

2) семена были подготовлены аналогично первому варианту и высеяны в известкованную почву (вносилась сланцевая зола из расчета 22,5 ц/га с заделкой в поверхностный пятисантиметровый слой почвы);

3) семена донника после инокуляции были высеяны непосредственно в известкованную дерново-подзолистую почву при той же норме внесения и глубине заделки сланцевой золы, что и в случае варианта 2;

4) контрольный вариант — инокулированные семена донника были высеяны в кислую дерново-подзолистую почву.

В 1958 году были получены с 1 м² следующие урожаи зеленой массы (см. также табл. 1):

по варианту	1	—	3,200	кг
„	„	2	—	5,425 „
„	„	3	—	3,475 „
„	„	4	—	0,312 „

Интересно проследить за динамикой изменения количества растений на единицу площади, которая характеризует в некоторой степени также и условия развития растений. Осенью в год посева больше всего растений сохранилось на делянках варианта 2 (215 растений на 1 м²). На делянках варианта 1 растения сохранились также довольно хорошо: 150 растений на 1 м² или 70% от количества растений второго варианта. На делян-

Таблица 1

Влияние среды прорастания на количество растений и урожай зеленой массы белого донника на экспериментальной базе Полли (1957/58 гг.)

Варианты опыта	Количество растений на 1 м ²				% пере-зимо-вавших растений	Урожай зе-леной мас-сы в 1958 г.	
	осенью 1957 г.		весной 1958 г.			кг/м ²	%
	шт.	в % к вари-анту 2	шт.	в % к вари-анту 2			
1. Предварительно проро-щенные в карбонатной почве семена инокули-рованы и высеяны в кислую почву	150	70	138	64	92	3,200	92,1
2. Таким же образом под-готовленные семена вы-сеяны в известкованную подзолистую почву	215	100	215	100	100	5,425	156,1
3. Инокулированные семе-на высеяны непосредст-венно (без предвари-тельного проращивания) в известкованную почву	48	22	37	17	80	3,475	100,0
4. Инокулированные семе-на высеяны непосредст-венно в кислую почву	15	7	9	4	60	0,312	9,8

ках же варианта 3 большинство растений выпало уже в год посева и к осени имелось только 22% от количества их по варианту 2. На делянках контрольного варианта большая часть растений погибла уже в год посева и к осени осталось только 7% от количества растений, сохранившихся на делянках варианта 2, причем сохранившиеся растения были хилыми и имели желтовато-зеленую окраску.

Как видим из приведенных данных, рост и развитие растений донника может протекать нормально также на кислой почве в том случае, если начало прорастания происходило в среде с благоприятной для донника реакцией почвы, повысив урожай с 0,312 кг до 3,200 кг/м² или более чем в 10 раз. Даже на известкованной почве предварительное проращивание семян донника в дерново-карбонатной почве дало положительные ре-

зультаты, обеспечив наибольшее количество растений на 1 м² и повысив урожай с 3,475 кг до 5,425 кг или на 56,1%.

То, что протекающие в фазе прорастания семян изменения имеют определяющее значение для дальнейшего роста и развития растений, весьма показательно подтверждают также следующие обстоятельства. Из заложенного в 1959 году опыта с люцерной приводим данные по вариантам 4 и 5. Люцерна была высеяна на опытном поле Эстонской сельскохозяйственной академии (ЭСХА), где, по имеющемуся у нас опыту, она росла очень хорошо (рН_{KCl} почвы 6,3). В варианте 4, который служил контролем, семена люцерны высевали непосредственно на опытном поле, а в варианте 5 семена предварительно проращивали в подзолистом горизонте дерново-сильноподзолистой почвы (с рН_{KCl} в 4,4) до появления кончиков корешков у части семян (5%), после чего они вынимались из почвы и высевались на то же поле рядом с контролем (вар. 4). Опыт был заложен в 6-кратной повторности на делянках величиной 1 м². Для избежания различий, могущих возникнуть вследствие инокуляции семян нитрагином, последний в обоих вариантах применялся путем внесения в виде водного раствора в посевные рядки основного места выращивания растений.

Осенью в год посева существенных различий между указанными вариантами в отношении количества растений и величины урожая не отмечалось (табл. 2).

Весной следующего года количество растений по варианту 5 составляло только 38% от количества растений по варианту 4, и вследствие этого урожай трех укосов был в среднем на 42%

Таблица 2

Влияние среды прорастания на урожай люцерны (кг/м²) и количество растений в учхозе «Раади» ЭСХА (1959—1960 гг.)

№ варианта	Описание вариантов	Осенью года посева (в 1959 г.)				В первом году пользования (в 1960 г.)			
		Количество растений		Урожай зеленой массы люцерны		Число растений (23/06. 1960 г.)		Урожай сена (при влажности 15%)	
		на 1 м ²	в %	на 1 м ²	в %	на 1 м ²	в %	на 1 м ²	в %
4	Контроль	330	100	1,00	100	139	100	2,01	100
5	Семена предварительно проращивали в А ₂ горизонте и затем высевали рядом с вар. 4	297	90	0,86	86	52	38	1,17	58

меньше, чем по варианту 4 (рис. 1). При этом урожай по варианту 4 был очень высоким, составляя более 2 кг сухого сена с 1 м².

Таким образом видим, что происшедшие уже при прорастании семян изменения предопределили результаты зимовки растений.

То, что именно характер процессов, протекающих в фазе прорастания семян, предопределяет в большой степени даль-

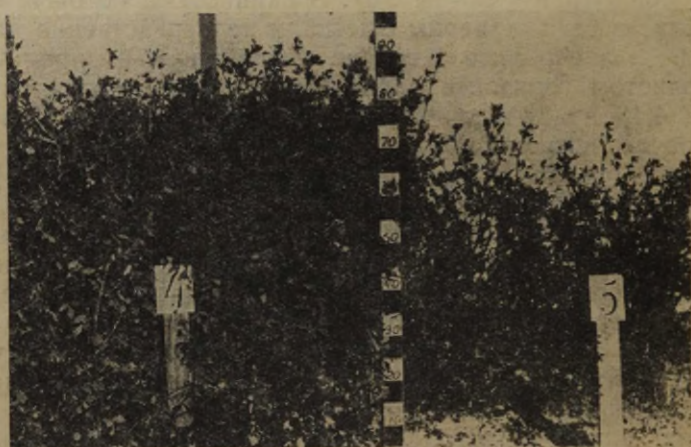


Рис. 1. Влияние условий среды прорастания семян на рост люцерны.

4 — семена люцерны высеяны непосредственно на слабокислую почву; 5 — семена предварительно проращивали (в течение 35 часов) в подзолистом горизонте дерново-сильноподзолистой почвы ($pH = 4,4$), после чего они выби-
рались из A_2 горизонта и высевались на то же опытное поле рядом с вариантом 4.

нейшее развитие и интенсивность роста, показывают и данные опыта с белым донником, заложенного в 1962 году (Халлер, 1963). Опыты проводились в отделении «Соокалдузе» совхоза «Кооса» Тартуского района на дерново-среднеподзолистой супесчаной почве с pH_{KCl} 4,20—4,45. Размер делянок 1 м², пло-
щадь 5—6-кратная.

Опыт был заложен так, что имелась возможность устано-
вить влияние на рост донника различий в условиях среды на
различных этапах прорастания семян.

Для этого мы помещали в посевные рядки под семена на
различную глубину карбонатную прослойку известково-навоз-
но-земляного компоста шириной в 2 см и толщиной от 2 до 6 мм

(рис. 2). Компост был приготовлен осенью 1961 года и содержал 52% дерново-слабоподзолистой почвы с pH_{KCl} 6,2, 25% просеянной сланцевой золы, 20% навоза и 3% суперфосфата. Осенью компостная куча была обильно полита навозной жижей.

Как видно на рис. 2, урожай зеленой массы донника очень сильно снижается в том случае, если развивающийся корешок

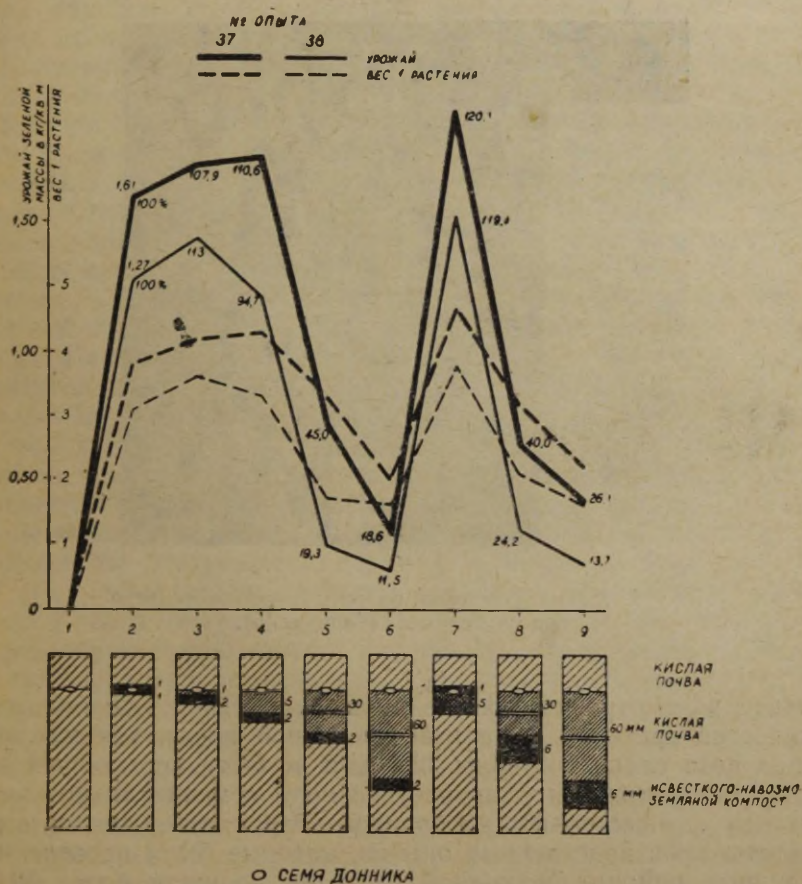


Рис. 2. Влияние различий в среде прорастания семян на урожай донника в первый год пользования (подсеянного весной под покровную культуру) в более раннем (опыт № 37) и более позднем посеве (опыт № 38) в отделении «Соокалдузе» совхоза «Кооса» в 1962 г.

проростка находится в течение всего периода прорастания в кислой почве и достигает контакта с карбонатной прослойкой (компостом) непосредственно перед моментом появления всходов (вариант 5 и 8) или позже (вариант 6 и 9). На рис. 3 видно, что корешок проростка донника в момент появления

всходов проник на глубину 5—6 см от поверхности почвы, достигнув внесенной на эту глубину компостной прослойки. Следовательно, растения вариантов 5 и 8 вступили в контакт с компостом в момент появления всходов, но это уже не могло устранить последующего выпадения большого количества растений и сильного снижения урожая. По той же причине уже

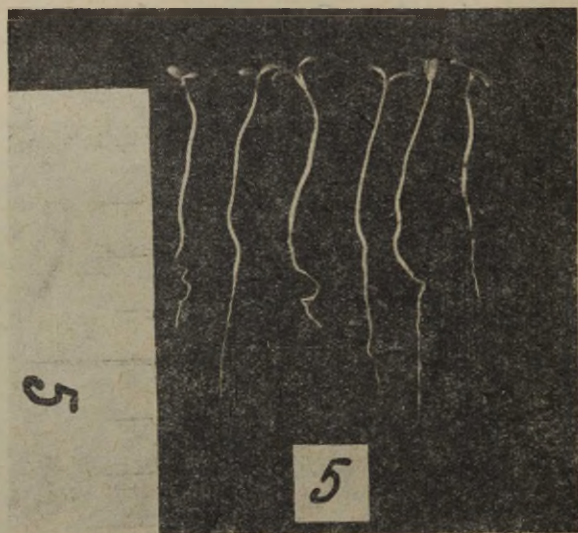


Рис. 3. Длина корешков во время появления всходов у донника (вариант 5).

в ранее рассмотренном опыте произошло выпадение большого количества растений и на известкованной почве, так как внесенная доза сланцевой золы 22,5 ц/га не была достаточной для обеспечения каждому прорастающему семени возможности контакта с известковым удобрением. Это подтверждают и результаты производственных опытов, которые были проведены в различных районах Эстонской ССР, на площади более 30 га (Халлер, 1963).

Все приведенные до сих пор примеры были тем или другим образом связаны с реакцией почвы и зависящими от нее изменениями биохимических процессов растений. Также и другие факторы вызывают в биохимических процессах растений значительные изменения, которые проявляются на более поздних фазах их онтогенеза. Так, например, в нашем соответствующем вегетационном опыте в 1962 году урожай ячменя снизился на 43,1% только вследствие того, что семена находились после посева в течение 2,5 суток в среде, недостаточно обеспеченной

воздухом. Аналогичные данные получены в том же году и в соответствующих полевых опытах (Халлер, 1963).

В одном более раннем нашем опыте, проведенном в 1956 году, урожай яровой пшеницы повысился на 11,2% только вследствие того, что семена находились до начала прорастания в кварцевом песке, политом раствором NPK удобрений. Контролем служили семена, политые водопроводной водой. Когда семена начали наклевываться, их высевали в удобренную почву.

Полученным в наших опытах результатам можно дать следующее теоретическое обоснование.

Как показывают исследования последнего десятилетия в области физиологии растений, корень у растений не является пассивным органом поглощения питательных элементов и их дальнейшего перемещения, как это полагали раньше, но имеет очень важные синтетические функции, выполняя активную роль в обмене веществ. Так, исследованиями академика А. Л. Курсанова и его сотрудников (1954, 1957) установлено, что в корнях растений протекает синтез большинства растительных аминокислот и амидов, части белков и нуклеиновых кислот, никотина и некоторых других алколоидов и, вероятно, также предшественника хлорофилла. Установлено около 30 различных веществ, которые синтезируются в корнях растений. Из синтезированных веществ приблизительно половина остается в корнях, а другая половина направляется в надземные органы, где они находят использование в процессах обмена веществ и роста.

Углеводы поступают в корни в основном в виде глюкозы, где она подвергается процессу гликолиза с участием обычного цикла Кребса (Курсанов, 1957). В результате этого образуются различные органические кислоты. В этом процессе довольно значительная роль принадлежит находящейся в почвенном растворе углекислоте, которую растение поглощает из почвы через корни. Одновременно в корнях образуются различные промежуточные продукты и в процессе дыхания. Все они имеют ионный характер и являются важными акцепторами поглощаемого при помощи корней аммиака, а также имеют значение для накопления катионов и анионов (Курсанов, 1957). В зависимости от условий среды, в которых развивается растение, в результате этих процессов могут образоваться более или менее благоприятные для растений углеродные акцепторы и соединения, от которых зависит характер обмена веществ и следовательно энергия их роста и развития.

Так, например, из опытов А. Л. Курсанова (1957) выясняется, что при недостатке фосфора задерживаются у растений многие реакции гликолиза и цикл Кребса. Такие растения в значительной мере теряют способность к корневой фиксации углекислоты, что уже само по себе указывает на ослабление превращений по циклу Кребса. Недостаток нормальных угле-

родных акцепторов компенсировали голодавшие по фосфору 22-дневные растения тыквы образованием иных продуктов неполного окисления углеводов, малотипичных для нормальных растений тыквы. «Естественно поэтому, — пишет А. Л. Курсанов,* — что продолжающий поступать в голодающее по фосфору растение аммиак образует иные продукты среди которых преобладают вещества с гуаниновыми группировками и аллантоин, в которых на углеродный акцептор приходится по три—четыре аминные группы и которые поэтому мы вместе с Мотесом можем назвать «аккумуляторами» NH_2 -групп. Таким образом при задержке выработки углеродных акцепторов в корнях возникает смесь «концентратов» азота, распространяющаяся, как и нормальная смесь аминокислот, по всему растению, но менее пригодная для дальнейшего использования, в частности для синтеза белка. Так совершается нормальный или аномальный круговорот веществ в растениях».

В прорастающих семенах продукты обмена веществ используются в первую очередь для образования новых клеток и их органоидов — для роста корешка проростка, который в дальнейшем метаболическом процессе превращается в ту «лабораторию», в которой образуются новые «строительные материалы». Если же при прорастании семян господствуют ненормальные условия, то вследствие этого образуются прежде всего мало-пригодные для соответствующей культуры углеродные акцепторы и другие необходимые соединения. Отсюда понятно также и то, что в таких случаях у растений оформляются корни, которые мало пригодны для осуществления нормального обмена веществ.

Поскольку рост и развитие растения с биохимической точки зрения представляет собой очень сложную цепную реакцию, в которой каждое последующее звено зависит от предыдущего, то понятно, почему те растения, фазы прорастания семян которых протекают в неблагоприятных условиях, имеют низкую энергию роста или даже гибнут, не завершив своего развития.

Реакция почвы оказывает большое влияние на внутриклеточные биохимические процессы. По А. Гизе (1959), водородные ионы сами по себе проникают в клетку не очень быстро, но в определенных условиях они могут содействовать проникновению в клетки слабых кислот. В кислой почве, по указанному автору, угольная кислота содержится большей частью в молекулярном виде и высокая концентрация водородных ионов содействует ее проникновению в клетку. В клетке названная кислота диссоциирует, понижая рН клеточной протоплазмы. Это, в свою очередь, определяет как степень диссоциации бел-

* А. Л. Курсанов. Корневая система растений как орган обмена веществ. Изв. АН СССР, сер. биол., 6, 1957, стр. 702.

ков, так и ее заряд, и оказывает большое влияние на структуру молекул белка и на его ферментативную активность. В результате этого смещается изоэлектрическая точка клеточной плазмы.

По Г. И. Роскину (1946), В. Г. Конареву (1948), Л. Б. Левинсону и З. П. Канарской (1947), И. В. Москову (1960) и многим другим авторам, жизнеспособность организма, а следовательно и энергия роста, тем больше, чем больше разница между изоэлектрической точкой и рН клеточной протоплазмы.

В наших соответствующих опытах, например, у корешков проростков донника (длина 1—1,5 см) величина рН клеток (определялась потенциометрически на живых растениях) в случае посева семян в кислую почву (контрольный вариант) была 5,90, а при наличии карбонатной (из навозо-зольно-земляного компоста) прослойки толщиной в 2 мм на глубине 1 мм под семенами величина рН была 6,25. Изоэлектрические точки были соответственно при рН 4,3 и рН 4,1. Следовательно, разница между рН и изоэлектрической точкой клеточной протоплазмы по контрольному варианту была 1,60, а по варианту с карбонатной прослойкой — 2,15. Эти результаты подтверждают точку зрения вышеприведенных авторов и согласуются с данными полученных урожаев в указанных опытах.

Различия в реакции почвы в фазе прорастания семян отражаются и на составе аминокислот проростков донника. Из наших соответствующих опытов (Халлер и Пийрсалу, 1963) выяснилось, что у корешков проростков донника, которые в начале роста находились в карбонатной среде, состав свободных аминокислот отличался от их состава у корешков проростков семян, росших в кислой почве. Так, например, в первом случае содержание цистеина + цистина было выше, чем во втором варианте. Различия имелись также и в отношении содержания других свободных аминокислот.

По В. Л. Кретовичу (1941), цистеин активизирует деятельность многих ферментов, так как в составе его имеется активная группа SH.

Какое же народнохозяйственное значение имеет обсуждаемая проблема?

Зная, что высокие урожаи можно получить только в том случае, когда растениям созданы нормальные условия роста и развития уже с фазы прорастания семян, и что возникшие в фазе прорастания нежелательные изменения невозможно устранить на дальнейших этапах развития растений, мы тем самым имеем весьма важную теоретическую основу для успешного развития растениеводства, практическая ценность которого заслуживает внимания.

ЛИТЕРАТУРА

- Гизе А. Физиология клетки. М., 1959.
- Конарев В. Г. Возрастные изменения в клетках растения и изоэлектрическая точка протоплазмы. Докл. АН СССР, т. 59, № 4, 1948.
- Кретович В. Л. Основы биохимии растений, 1961.
- Курсанов А. Л., Туева О. Ф. и Верещагин А. Г. Физиология растений, т. 1, 1954.
- Курсанов А. Л. Корневая система растений как орган обмена веществ. Изв. АН СССР, сер. биол. 6, 1957.
- Левинсон Л. Б., Канарская З. П. Содержание рибонуклеиновой кислоты в клетке во время деления. Докл. АН СССР, т. 58, № 9, 1947.
- Лысенко Т. Д. Агробиология, Тарту, 1949.
- Москов И. В. Цитофизиологическое изучение семян пшеницы в покое и при прорастании. Физиология устойчивости растений. Труды конференции 3—7 марта 1959 г., 1960.
- Роскин Г. И. Изоэлектрические пункты клеток и их изменения в норме, развитии и патологии. Усп. совр. биол., т. 22, вып. 2 (5), 1946.
- Халлер Э. Влияние среды прорастания на рост и развитие белого донника. Социалистическое сельское хозяйство, № 12 (на эстонском языке), 1957.
- Халлер Э. Влияние условий произрастания на рост и развитие донника и люцерны. Социалистическое сельское хозяйство, № 15 (на эст. яз.), 1961.
- Халлер Э. Результаты возделывания донника и люцерны на кислых почвах. Сб. научн. трудов ЭСХА, № 28 (на эст. яз.), 1963.
- Халлер Э. Пути быстрого поднятия плодородия почв и урожайности культур. Сб. научн. трудов ЭСХА, № 35, 1963.
- Халлер Э. и Пийрсалу Л. Влияние среды прорастания на состав аминокислот донника. Сб. трудов ЭСХА, № 35 (на эст. яз.), 1963.

ЗАВИСИМОСТЬ УРОЖАЙНОСТИ РАСТЕНИЙ ОТ УСЛОВИЙ ПИТАНИЯ ВО ВРЕМЯ ПРОРАСТАНИЯ СЕМЯН

Х. Райг

Эстонская сельскохозяйственная академия

В последние годы считается общепризнанным, что удобрения должны вноситься в почву в наиболее доступной для растений форме и в сроки, когда последние наиболее в них нуждаются. Необходимо считаться также с тем, чтобы они подвергались наименьшим воздействиям со стороны самой почвы.

Условия питания сказываются на развитии растения с первых дней прорастания. Проростки растений используют вначале питательные вещества семени и также вещества из внешней среды. Попадая в неблагоприятные почвенные условия, даже высококачественные семена прорастают плохо или могут даже совсем не давать всходов. На подзолистых почвах, большие площади которых имеются на территории нашей страны и в частности Эстонской ССР, кальцефильные культуры (люцерна, клевер, горох и др.) дают низкие урожаи.

Главной причиной, вызывающей очень сильное понижение урожая этих культур, является низкое плодородие дерново-подзолистых почв, так как в них имеет место недостаток усвояемых питательных веществ, повышенная кислотность, избыток подвижного алюминия, марганца и другие неблагоприятные условия.

Большая роль в регулировании режима питания на дерново-подзолистых почвах принадлежит удобрениям. При наличии у дерново-подзолистых почв вредной для сельскохозяйственных культур повышенной кислотности крайне важное значение имеет известкование этих почв.

Как известно, люцерна хорошо растет на дерново-карбонатных почвах. Почва, рН которой ниже 5,8, считается непригодной для выращивания люцерны.

Но, как показывают наши опыты, кальцефильные культуры, в частности и люцерну, можно успешно возделывать на кислых почвах.

В опытах, проведенных кафедрой земледелия Эстонской сельскохозяйственной академии в совхозе Луунья, первоначально исследовалось влияние на урожай люцерны минеральных и известковых удобрений, вносимых в кислые почвы (pH_{KCl} 4,2—4,5, подвижного алюминия 3,8 мг на 100 г почвы). Минеральные и известковые удобрения вносились совместно с семенами в разных комбинациях. Нормы удобрений из расчета на 1 га были следующие: суперфосфата 2 ц, хлористого калия 1,5 ц, сульфата аммония 1 ц.

Физиологически кислые удобрения — сульфат аммония и хлористый калий — действовали отрицательно. Эти вредные последствия целиком устраняются при применении в качестве известкового удобрения сланцевой золы из расчета 6 т/га. Применение молибдена в виде $(NH_4)_2MoO_4$ (150 г на 1 га) оказалось неэффективным.

В проведенных опытах удобрения оказали сильное влияние на число проростков. Без известкового удобрения проростков было мало из-за гибели их в этих условиях.

Ниже приведены данные по вегетационным опытам на той же почве. Чтобы полнее выявить роль алюминия и марганца, были включены варианты с этими элементами. Алюминий в виде $AlCl_3$ и марганец в виде $MnCl_2$ были внесены в почву перед набивкой сосудов из расчета 8 мг Al и 2 мг Mn на 100 г почвы. Такое количество Al и Mn нередко встречается в кислых дерново-подзолистых почвах.

Внесение N, K, KN, PKN, Al и Mn оказало резкое отрицательное действие на урожай люцерны первого укоса. Известно, что аммиачные формы азота и хлористый калий при длительном применении их на кислых дерново-подзолистых почвах приводят к затуханию эффекта удобрений, а затем к снижению

урожая. Явное отрицательное действие указанных удобрений имело место в нашем опыте даже при однократном их внесении независимо от степени обеспеченности почвы питательными веществами. Иллюстрацией этого является невысокий урожай в контрольном варианте и резкая потеря урожая при внесении полного удобрения.

В рассматриваемом случае действие удобрения оказывается двояким. С одной стороны, снабжение растений удобрениями приводит к повышению урожая, а, с другой стороны, свойства почвы ухудшаются. Аммиачные, калийные и фосфорные удобрения вносились без извести и способствовали в результате обменных реакций переходу алюминия в почвенный раствор, что усиливает его токсическое действие. Применение известкового удобрения в нашем опыте полностью устранило их отрицательное действие. По данным Н. С. Авдонина (1960), Я. В. Пейве (1961) и др., избыток алюминия нарушает углеводный и белковый обмен у растений, что приводит к уменьшению содержания сахаров и белков, а также небелкового азота.

Из этих опытов выясняется, что главным фактором, определяющим величину урожая, является известкование, которое резко повышает эффективность удобрений.

На дальнейших этапах исследования выяснилось, что уровень урожая зависит главным образом от способов внесения удобрений.

Особенно важное значение имеет регулирование режима питания растений во время прорастания семян.

На мелкоделяночных опытах с внесением известковых удобрений на разные глубины выяснилось, что, если слой кислой почвы между семенами люцерны и удобрением был толще чем полсантиметра, то влияние последнего резко падало и приближалось к нулю, что подтверждает данные многочисленных исследований Э. Халлера (1963). Из этой закономерности имеются исключения.

Предварительные опыты показывают, что глубина заделки удобрения оказывает то или иное влияние на семена и зависит от вида удобрений и от биологических особенностей выращиваемых культур. Например, непосредственный контакт семян с физиологически кислыми и кислыми удобрениями не благоприятствует прорастанию семян люцерны.

В подтверждение приведем данные одного опыта. Полевой опыт был заложен в совхозе Моосте Вырусского района.

Почва была сильно-подзолистая с рН 4,5—4,7, по механическому составу супесь; содержание подвижного алюминия составляло 2,8 мг на 100 г почвы. Использовались следующие нормы удобрений из расчета на га: суперфосфата 3 ц, хлористого калия 1,5 ц, известкового туффа 3 т.

В таблице 1 приводятся данные относительно количества проростков люцерны.

Из данных таблицы 1 видно, что удобрения (РК + Са), внесенные вместе с семенами, уменьшают их прорастание. Когда удобрения (РК + Са) были заделаны на 0,5—2 см глубже семян, то количество проростков удвоилось по сравнению с их внесением совместно с семенами. Особенно неблагоприятные

Таблица 1

Влияние удобрений на количество проростков люцерны

№ пп.	Варианты опыта	Количество проростков на 1 м ²
1.	РК с семенами	37
2.	Са с семенами	149
3.	РК + Са с семенами	57
4.	РК + Са на глубину 0,5 см от семени	118
5.	РК + Са на глубину 2,0 см от семени	90

последствия наблюдались при внесении РК удобрений без извести. В этом случае всхожесть семян приближалась к нулю. Данные этого опыта показали, насколько важна глубина заделки удобрений, а также известкование почвы.

Для изучения усвояемости фосфора из разных слоев почвы был использован радиоактивный фосфор. Опыт был поставлен с четырьмя культурами: люцерной, клевером, горохом и ячменем.

Радиоактивный фосфор и удобрение (суперфосфат) вносились со слоем почвы на различную глубину от семян.

Самое активное усвоение фосфора из почвы наблюдалось у всех культур за первые 11—15 дней после посева.

У люцерны и клевера наиболее полное усвоение фосфора происходило в условиях, где удобрения вносились в почву на 0,5—2 см глубже расположения семян.

У ячменя и гороха усваивание фосфора лучше всего наблюдалось при заделке его на глубину 6 и 10 см от семян. Как при меньшей, так и при большей глубине заделки удобрений интенсивность усвоения фосфора уменьшалась.

Важно отметить, что корни гороха и ячменя очень скоро уходят из зоны расположения семян и не успевают усвоить питательные вещества, внесенные в эту зону. Удобрения же, внесенные в более глубокие слои, усваиваются значительно полнее. На участках без удобрений люцерны не давала урожая.

Обычно в агроправилах рекомендуется вносить известковые удобрения в больших дозах под культиватор или под плуг, но

результаты часто оказываются неудовлетворительными. Так, в нашем опыте в учхозе «Раади» на кислой подзолистой почве ($\text{pH}_{\text{КСІ}} 4,8-5,2$) густота стояния растений люцерны оказалась редкой и большую часть площади заняли сорняки.

Только в том случае, когда известковое удобрение (сланцевая зола) в дозе 2 т на га заделывалось в верхний слой почвы при катковании, т. е. в зону, где прорастают семена люцерны, развивался густой равномерный покров люцерны.

С этого участка уже пятый год подряд получают высокие урожаи. Так, в 1961 году урожай сухого сена люцерны составил до 124 ц/га, т. е. около 5600 кормовых единиц или в два раза больше, чем в подобных же почвенных условиях получают от ячменя — 22 ц/га, т. е. 2000 кормовых единиц. В случае выращивания ячменя содержание переваримого протеина в зерне и соломе составляет до 250 кг с гектара, у люцерны же — 1400 кг или в 5 раз больше. Люцерна является наиболее богатым источником необходимых для животноводства белков.

Для того, чтобы получить с одного гектара свыше 5 тыс. кормовых единиц концентрированного корма для животноводства, нужно использовать семена высшего качества и создать благоприятные условия для роста растений. Это отвечает рациональному использованию земельных фондов и внедрению интенсивной системы земледелия в нашей стране.

Результаты рассмотренного опыта подтверждают наши выводы о том, что внесение извести в зону расположения семян создает благоприятные условия для их прорастания и резко повышает урожай растений.

Выводы

Результаты настоящего исследования позволяют считать, что рост, развитие и урожай растений зависят, главным образом, от условий в период прорастания семян, от способов внесения и вида удобрений, а также от биологических особенностей выращиваемых культур.

Путем создания благоприятных условий для прорастания семян можно успешно возделывать на кислых подзолистых почвах кальцефильные культуры (люцерну, ячмень, бобовые и др.) и повышать их урожай.

ЛИТЕРАТУРА

- Авдонин Н. С. Повышение плодородия кислых почв. Сельхозгиз, 1960.
Кедров-Зихман О. К. Известкование и применение микроэлементов. Сельхозгиз, 1957.
Ратнер Е. И. Подвижный алюминий в почве и фосфорно-кислородное питание растений. Почвоведение, № 2, 1946.
Халлер Э. О. О путях быстрого поднятия плодородия почв и урожайности (рукопись). Тарту, 1963.
Пейве Я. В. Биохимия почв. Сельхозгиз, 1961.

О ВЛИЯНИИ УДОБРЕНИЙ НА АМИНОКИСЛОТНЫЙ СОСТАВ ЛЮЦЕРНЫ

В. Тали, Х. Райг

Эстонская сельхозакадемия

Люцерна является ценным белковым кормом для животных. При составлении кормовых рационов сельскохозяйственных животных обычно руководствуются содержанием в корме сырого протеина, что явно недостаточно, так как для оценки питательности корма по белку необходимо знать его аминокислотный состав. Имеющиеся в литературе данные об аминокислотном составе люцерны (Попов, 1961; Сийм и Тали, 1961; Harvey, 1958; Singleton и др., 1952; Nehring и Schwerdtfeger, 1957; Wepfer и Gruhn, 1961) не дают, к сожалению, представления о влиянии условий произрастания растения на его аминокислотный состав. В доступной нам литературе очень мало приводится данных о влиянии удобрений на аминокислотный состав люцерны. Вопрос этот имеет большую практическую важность, так как знания о влиянии различных удобрений на аминокислотный состав люцерны дают возможность целенаправленное изменить его в соответствии с нуждами кормления сельскохозяйственных животных и птиц.

Шельдон с сотрудниками (Sheldon и др., 1948) исследовали листья люцерны, культивируемой на пяти различных типах почвы штата Миссури в США, и пришли к заключению, что количество некоторых аминокислот повышается при использовании малых доз Mn, B, Co, Cu и Zn. Глейтер и Паркер (Gleiter и Parker, 1957) сообщают, что выращенная в условиях дефицита фосфора люцерна содержит в спиртовом экстракте больше аспарагина, аргинина и глутамина и меньше глутаминовой кислоты и пролина, чем экстракт нормальных листьев люцерны. Содержание других аминокислот не изменялось.

Влияние фосфора и калия на содержание аминокислот в гидролизатах зелёной массы люцерны изучал Мак Грегор с со-

трудниками (Mac Gregor и др., 1961). Существенной разницы в содержании отдельных аминокислот в урожае в зависимости от удобрений и года ими не обнаружено.

Таким образом, имеющиеся крайне недостаточные данные о влиянии удобрений на аминокислотный состав люцерны являются противоречивыми и нуждаются в проверке.

Исходя из этого, мы решили проследить влияние некоторых удобрений, в том числе и микроудобрений, на аминокислотный состав люцерны.

Для этого был использован вегетационный опыт, заложенный в 1961 году с почвой, взятой из отделения Соокалдусе совхоза Луунья Тартуского района. Почва по механическому составу супесчаная сильно-дерново-подзолистая, с содержанием подвижного Al 2,9 мг/100 г почвы, $pH_{(KCl)}$ 4,2—4,4.

Использовались следующие нормы удобрений: суперфосфата (P) — 3,9, хлористого калия (K) — 1,2, сульфата аммония (N) — 3,5, хлористого марганца (Mn) — 0,2, хлористого алюминия (Al) — 0,8, молибдата аммония (Mo) — 0,01 и сланцевой золы (Ca) — 26,7 г на 10 г почвы.

Для анализа брались надземные части люцерны первого укоса второго года закладки опыта. Сушка производилась при комнатной температуре и перед обмолотом дополнительно в течение суток в сушильном шкафу при 60° С.

В воздушно сухом материале определялся общий азот по Кьельдалю и протеин (общий N \times 6,25).

При определении аминокислотного состава мы руководствовались тем, что в обмене азотистых веществ в организме играют роль не только белковые вещества, но и небелковые азотистые соединения, которые в зеленых растениях содержатся в значительных количествах. В то же время получить пропорциональный выход всех групп белка из зеленых растений практически невозможно. Поэтому мы определяли аминокислоты в целом растении без выделения белковых препаратов.

Для этого навеска сухого исследуемого материала, содержащая около 300 мг сухого протеина, обезжиривалась серным эфиром и гидролизовалась 6 N HCl в колбе с обратным холодильником на водяной бане в течение 24 часов. Полученный гидролизат фильтровался через беззольный фильтр для отделения негидролизовавшихся остатков растения и гуминовых веществ, образующихся в результате взаимодействия азотистых веществ с углеводами. Осадок на фильтре промывался горячей дистиллированной водой до нейтральной реакции промывной воды и фильтрат вместе с промывными водами упаривался до сиропообразной консистенции с трехкратным добавлением воды для удаления свободной соляной кислоты. Сгущенный гидролизат смывался 10% раствором изопропилового спирта в градуированную пробирку и объем доводился до 10 мл.

Для определения аминокислот в гидролизате пользовались методом разделительной хроматографии на бумаге с пятикратным пропусканием бутиловой смеси: первые три раза в соотношении н-бутилового спирта, уксусной кислоты и воды 4:1:5 и последующие два раза соответственно 40:15:5.

Количественное определение происходило прямым денситометрированием хроматограмм на автоматически регистрирующем денситометре, нами ранее описанным методом (Tali, 1963). Пример денситограммы с соответствующей хроматограммой приведен на рис. 1.

В табл. 1 и на рис. 2 приводятся средние результаты четырех определений. Как видно, удобрения оказывают сильное влияние на содержание протеина в растениях и на его аминокислотный состав. В нашем опыте все использованные удобре-

ния повышали содержание протеина, но последнее мало связано с нарастанием урожая (табл. 2). Удобрения оказывают неодинаковое влияние на содержание аминокислот. Так, суммарное содержание лизина и гистидина при вариантах удобрений, использованных в нашем опыте, практически не превы-

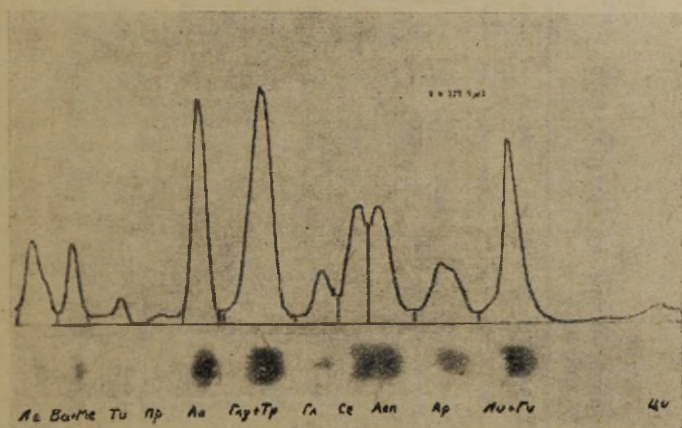


Рис. 1. Пример денситограммы и хроматограммы гидролизата люцерны (вариант с Mn и Al).

шало содержания их в контроле. В вариантах с K, Ca + Mn + Al и Ca + Mn + Al + NPK содержание лизина понизилось наполовину.

Содержание аргинина превышало контроль только в варианте с N. В вариантах с K, Ca + K, Ca + NK, Ca + NPK + Mo и Mn + Al содержание аргинина было низкое.

Содержание аспарагиновой кислоты превышало контроль только в варианте с N. Мало аспарагиновой кислоты содержалось в варианте с Ca + Mn + Al + NPK.

Содержание серина было сравнительно низким, и влияния удобрений на его содержание не отмечалось.

Содержание глицина в вариантах с Ca + NPK, Ca + NPK + Mo и Ca + Mn + Al превышало контроль в 6—8 раз, достигая, 4,6% на абсолютно сухой вес.

Сильное влияние удобрения оказывали на содержание glutaminовой кислоты и аланина.

Содержание треонина превышало контроль только в варианте с Ca + Mn + Al + NPK.

Содержание изолейцина, лейцина, валина и метионина практически не изменялось.

Таблица 1

Содержание аминокислот в сене люцерны в зависимости от минерального удобрения (в % на абс. сухой вес)

Аминокислоты	Контроль	Варианты удобрений										
		N	K	Ca	Ca + N	Ca + K	Ca + NK	Ca + NPK	Ca + NPK + Mo	Mn + Al	Ca + Mn + Al	Ca + Mn + Al + NPK
Лизин + гистидин	2,3	1,7	1,9	1,7	1,9	2,1	1,9	2,8	1,9	1,7	1,2	1,3
Аргинин	2,1	2,3	1,9	1,9	2,1	1,3	0,6	1,8	0,8	0,8	1,7	1,8
Аспарагиновая к-та	2,2	2,4	1,6	1,7	1,8	1,7	1,9	1,4	1,8	1,7	2,3	1,1
Серин	1,0	1,5	1,2	0,7	0,7	0,8	0,5	0,7	0,6	0,5	0,7	0,6
Глицин	0,6	0,6	0,4	0,6	0,7	0,3	0,3	3,7	4,6	0,3	4,4	0,4
Глутаминовая к-та	1,9	3,5	1,5	2,1	1,3	1,7	1,1	3,0	3,1	2,6	2,5	1,2
Треонин	1,0	1,1	0,6	1,0	0,9	0,9	0,8	1,1	0,9	—	0,8	1,8
Аланин + валин	0,7	2,3	0,8	3,2	1,4	0,6	0,7	0,8	1,2	3,1	0,5	4,0
Метионин + лейцин	0,5	0,6	0,3	0,6	0,7	0,3	0,4	0,5	0,5	0,5	0,6	0,5
Изолейцин	0,9	0,9	1,1	0,9	1,1	0,8	0,9	1,1	0,9	0,8	0,7	0,6

Содерж. в %
на абс. сухой вес

Изолейцин, Лейцин

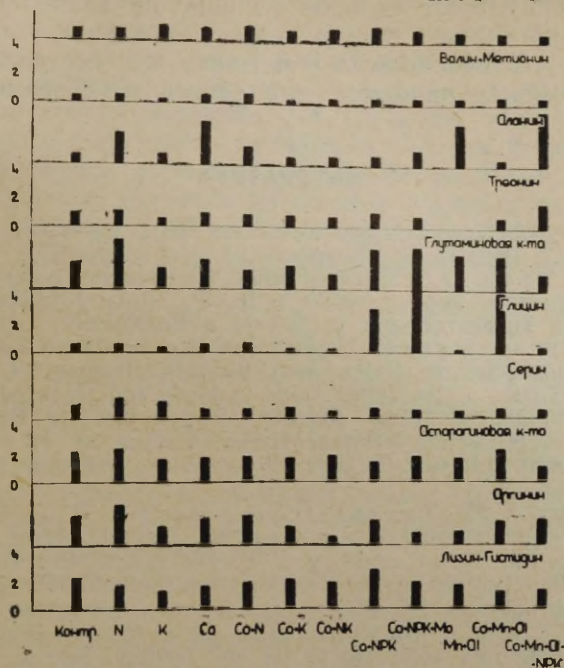


Рис. 2. Содержание аминокислот в гидролизатах сена люцерны при различных вариантах удобрений.

Таблица 2

Урожай сена люцерны и содержание в нем общего азота и протеина (средние данные трех повторностей опыта в % на абсолютно сухое вещество)

Варианты удобрений	Урожай сена (в г)	Содержание азота	Содержание протеина
Контроль	11,26 ($\pm 0,46$)	1,55 ($\pm 0,16$)	9,69
N	7,27 ($\pm 3,09$)	2,42 ($\pm 0,30$)	15,13
K	2,24 ($\pm 0,66$)	1,72 ($\pm 0,005$)	10,75
Ca	14,05 ($\pm 0,46$)	2,31 ($\pm 0,14$)	14,44
Ca + N	14,72 ($\pm 1,09$)	2,35 ($\pm 0,15$)	14,69
Ca + K	14,67 ($\pm 1,14$)	1,77 ($\pm 0,27$)	11,06
Ca + NK	14,87 ($\pm 0,81$)	1,81 ($\pm 0,18$)	11,31
Ca + NPK	18,74 ($\pm 0,58$)	1,84 ($\pm 0,06$)	11,50
Ca + NPK + Mo	16,35 ($\pm 0,39$)	2,04 ($\pm 0,07$)	12,75
NPK + Mo	3,07 ($\pm 0,61$)	2,31 ($\pm 0,13$)	14,44
Mn + Al	4,52 ($\pm 1,40$)	1,38 ($\pm 0,20$)	8,63
Ca + Mn + Al	14,10 ($\pm 0,31$)	2,07 ($\pm 0,05$)	12,94
Ca + Mn + Al + NPK	17,33 ($\pm 1,99$)	1,83 ($\pm 0,03$)	11,44

Таким образом, результаты наших опытов показывают, что удобрения оказывают сильное влияние не только на содержание сырого протеина в сене люцерны, но и на его аминокислотный состав, что необходимо учитывать при составлении полноценных кормовых рационов для сельскохозяйственных животных.

ЛИТЕРАТУРА

- Попов И. С. Аминокислотный состав кормовых продуктов. Животноводство, № 7, 1961.
- Сиим А. и Тали В. О. О содержании аминокислот в некоторых кормовых растениях, выращиваемых в ЭССР. Труды I Биохимической конференции Прибалтийских республик и Белоруссии. Тарту, 1961.
- Gleiter M. E. and Parker H. E. Effect of phosphorous deficiency on the free amino acids of alfalfa. Arch. Biochem. Biophys., 71, 1957.
- Harvey D. Tables of the amino acids in foods and feedingstuffs. Commonwealth Bureau of Animal Nutrition. Rowett Institute, Bucksburn, Aberdeenshire, Scotland. Technical Communication № 19. Commonwealth Agricultural Bureaux Farnham Royal. Slough, Bucks. 1956. Reprinted 1958.
- Mac Gregor J. M., Taskovitch L., Martin W. P. Effect of phosphate and potash on amino acid content of alfalfa. Agron. J., № 4, 1961.
- Nehring K. und Schwerdfeger E. Die quantitative Bestimmung der essentiellen Aminosäuren in Nahrungs- und Futtermitteln. Z. Lebensmittel-Unters. u. -Forsch., 105, 1957.
- Sheldon V. L., Blue Wm. G. and Albrecht Wm. A. Diversity of amino acids in legumes according to the soil fertility. Science, 108, 1948.
- Singleton V. L., Mertz E. T. and Davis R. L. The hydrolysis on amino acid assay of alfalfa, and the methionine range in 100 selections. Agronomy J., 44, 1952.
- Tali V. Aminoahapete kvantitatiivne määramine kromatogramme otsese densitometreerimisega. EPA Teaduslike Tööde Kogumik, 32, 1963.
- Verner A. and Gruhn K. Untersuchungen über den Aminosäuregehalt des Rohproteins der Wiesenpflanzen in verschiedenen Wachstumsstadien. Arch. Tiernährung, 11, Nr. 2, 1961.

О ДИНАМИКЕ УСВОЕНИЯ ГВОЗДИКОЙ КАЛИЯ ИЗ ПИТАТЕЛЬНОГО РАСТВОРА ПРИ ЕЕ ВЫРАЩИВАНИИ В ГИДРОКУЛЬТУРЕ

Э. И. Вески

Таллинский ботанический сад АН ЭССР

За последние годы все больше и больше применяют гидрокультуру при выращивании овощей и цветов в крытых помещениях. В крупных социалистических хозяйствах этот способ выращивания дает возможность механизировать и даже автоматизировать работы и, таким образом, в значительной мере экономить труд и снижать себестоимость продукции.

При введении же гидрокультуры в практику выращивания цветов предстоит решить еще некоторые мало исследованные вопросы. Еще не выяснены подходящие питательные растворы для различных культур и их состав с учетом фаз развития выращиваемых растений. Известно, что растения требуют в начальной фазе своего развития больше азота, а в фазе образования почек и в фазе цветения больше калия и фосфора.

Для того, чтобы выяснить указанные вопросы, необходимо проследить рост и развитие различных культур на различных составах и концентрациях питательных растворов, определить потребности растений в питательных элементах на различных фазах развития.

Динамику усвоения питательных элементов из питательного раствора исследовали для овощей Гейсслер (1957), Гёлер (1960) и Журбицкий (1962). Журбицкий отмечает, что при выращивании огурцов в гидрокультуре усвоение калия растениями в течение всего вегетационного периода оказывается интенсивнее, чем усвоение азота и фосфора. Увеличение концентрации питательного раствора до оптимальных пределов значительно ускоряет рост растений, и при этом очень усиливается усвоение ими питательных элементов.

Для того, чтобы выяснить наиболее подходящий состав питательного раствора для гвоздики, нами проводились исследования по определению динамики усвоения питательных веществ по фазам развития подопытной культуры. В настоящей статье приводятся данные по динамике усвоения калия гвоздикой.

Методика опытов

Для того, чтобы выяснить необходимые для нормального роста и развития гвоздики оптимальные количества калия, осенью 1961 г. в Таллинском ботаническом саду АН Эстонской ССР были заложены опыты с гидрокультурой по методу орошения снизу. Опыты проводились в трех вариантах с местным сортом гвоздики 'Полли пунане'. Черенки гвоздики были посажены во второй половине августа в пикировочные ящики. Укоренившиеся черенки были пересажены в первой половине января в цветочные горшки диаметром в 10 см, наполненные промытым гравием (размер частиц 0,2—0,4 см). Растения подкармливали питательным раствором, поливая сверху от одного до двух раз в день. Вторая пересадка была произведена в начале мая 1962 г. в горшки диаметром в 12 см, наполненные промытым гравием.

Указанным способом полученные растения высадили в начале сентября 1962 г. на постоянное место выращивания, которым служили 3 водонепроницаемых бетонных бассейна с площадью в 10 м², наполненные промытым гравием. Глубина бассейна была 30 см. Диаметр частиц гравия 0,3—0,6 см. На 1 м² высаживали по 20 растений.

При всех вариантах опыта сохранилась реакция питательных растворов рН 5,6—6,0. Питательный раствор был приготовлен на водопроводной воде с рН 7,2—7,4. Для подкисления его употребляли серную кислоту. Температура питательного раствора была 13—15°С. При различных вариантах опыта использовалась различная концентрация питательного раствора, которая в пределах одного опыта бралась постоянной на различных фазах развития опытных растений.

В I варианте опыта питательный раствор содержал 5206 мг питательных веществ на 1 литр воды (0,5%), причем содержание калия было 322 мг/л. Азот, фосфор и калий вносились в питательный раствор в соотношении 3:2:1.

Во II варианте опыта питательный раствор содержал питательных веществ 3363 мг/л (0,3%); содержание калия в нем было 106 мг/л. Соотношения азота, фосфора и калия составляло 1:9:2.

В III варианте питательный раствор содержал питательных веществ 3276 мг/л (0,3%). Содержание калия было 290 мг/л. Соотношение азота, фосфора и калия было 4:1:4.

В летний период гвоздику подкармливали при помощи электрического насоса 1—2 раза в день, осенью и зимой — через день.

У опытных растений проводили наблюдения за интенсивностью цветения. Через каждые 10—12 дней определяли содержание калия в питательном растворе при помощи пламенного фотометра.

Результаты опытов

Результаты анализа показали (рис. 1), что растениями в первом варианте в зимний период (с 7 января по 11 марта) было усвоено 16% содержащегося в питательном растворе ка-

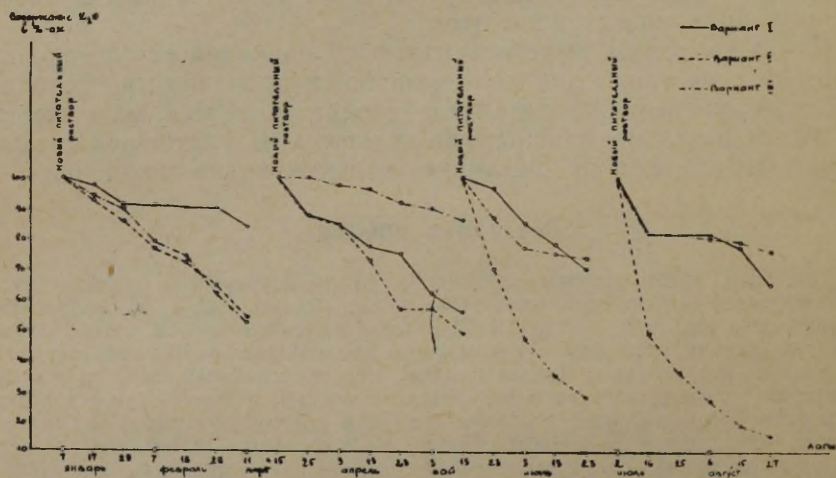


Рис. 1. Динамика поглощения K_2O из питательного раствора гвоздикой.

лия, во II варианте — 46% и в III варианте — 48%. В весенний период (с 15 марта по 15 мая) — показатели были соответственно в I варианте 44%, во II варианте 51% и в III варианте только 14%, а в летний период (с 13 мая по 23 июня) в I варианте 30%, во II варианте 72% и в III варианте 26%, и в период с 1 июля по 27 августа в I варианте 35%, во II варианте 85% и в III варианте 24%.

Из данных определений видно, что растения интенсивнее усваивают питательные элементы из более слабых растворов. Так, например, во II варианте в течение всего вегетационного периода было усвоение калия значительно больше (56—85%), чем в I варианте (16—44%) и в III варианте (14—48%). Во всех вариантах интенсивное потребление калия начинается со второй половины мая, когда происходит интенсивное образование бутонов и цветение (рис. 2).

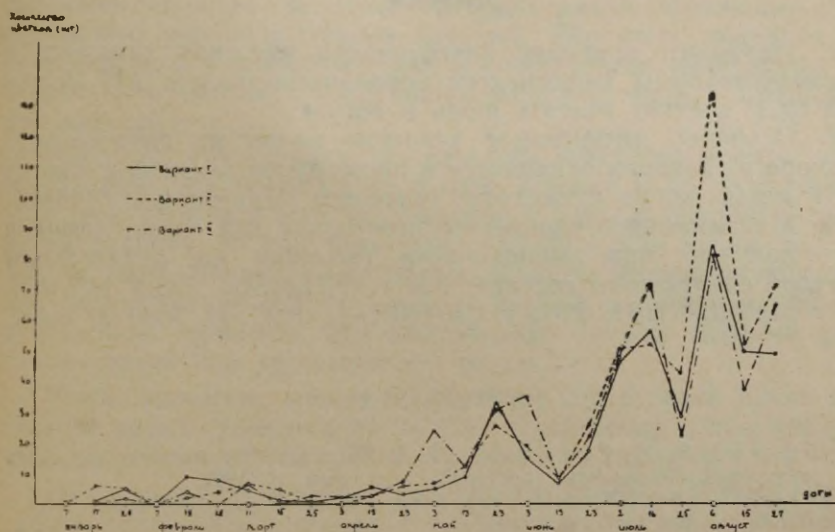


Рис. 2. Количество цветков у гвоздики 'Полли пунане' (среднее на 100 растений).

Если проследить динамику цветения гвоздики (рис. 2), то выясняется, что в период с 1 января по 23 апреля во всех вариантах было получено мало цветков для срезки (на 100 растений в I варианте 46, во II варианте 40, в III варианте 27). С 17 по 28 января было получено при расчете на одно растение во II варианте значительно больше цветков (I вар. — 4,6; II вар. — 5,0; III вар. — 2 цв.). От растений I варианта было получено больше цветков в период с 7 по 28 февраля (I вар. — 17, II вар. — 6, III вар. — 4 цв.). Количество пригодных для срезки цветков увеличивается начиная с 1 мая во всех вариантах, достигая максимума почти одновременно в период с 25 июля по 6 августа. В этот период было получено цветков для срезки на каждые 100 растений: в I вар. — 83, во II вар. — 133 и в III вар. — 80.

Если проследить динамику потребления калия, то можем заметить, что во II варианте особенно интенсивное усвоение калия начинается с 13 мая. В I и III вариантах интенсивность усвоения калия растениями значительно меньше и почти одинаковая в обоих вариантах, вследствие чего также количество цветков для срезки в период максимального цветообразования с 25 июля по 6 августа остается ниже по сравнению со II вариантом.

Выводы

1. Периодом наиболее интенсивного цветения гвоздики в условиях теплицы Таллинского ботанического сада АН Эстонской ССР следует считать июль и август.

2. Особенно интенсивное усвоение калия из питательного раствора у гвоздики отмечается в промежуток времени с 2 июля по 16 июля, когда происходит массовое образование бутонов.

3. Максимальное количество пригодных для срезки цветков было получено при выращивании гвоздики на питательном растворе следующего состава: 320 г $(\text{NH}_4)_2\text{SO}_4$, 333 г KH_2PO_4 , 600 г $\text{MgSO}_4 \cdot 7\text{H}_2\text{O}$, 2100 г $\text{Ca}(\text{H}_2\text{PO}_4)_2 \cdot \text{H}_2\text{O}$ на 1000 л воды.

ЛИТЕРАТУРА

- Журбицкий З. И., Соколова Л. А. Выращивание огурцов в водных культурах. Физиология растений, т. 9, вып. 5, 1962.
Geissler, T. Der Nährstoffentzug einer frühen Treibgurkenkultur. Archiv für Gartenbau, B. V, H. 6, 1957.
Göhler, F. Neue Ergebnisse über die Kontrolle und Ergänzung von Nährlösungen bei der erdelosen Kultur. Der Deutsche Gartenbau, H. 9, 1960.

КОРНЕВЫЕ ВЫДЕЛЕНИЯ КУКУРУЗЫ И ИХ ИСПОЛЬЗОВАНИЕ СОЕЙ В ПРОЦЕССЕ ТРАНСПИРАЦИИ

А. Н. Кремнина

Всесоюзный институт кормов

Роль корневых выделений в жизни растений все более привлекает внимание биологов. В настоящее время уже не смотрят на корневые выделения как на отбросы, но придают им большое значение в жизнедеятельности растительного организма, а также окружающих его растений и микрофлоры.

Работами В. П. Иванова (1962), Г. В. Николаева (1963) и др. авторов установлено, что корни растений выделяют в окружающую среду углерод, азот, фосфор, серу, кальций, ро-

стовые вещества, которые поглощаются смежными растениями. Происходит обмен корневыми выделениями между близко расположенными растениями.

Бризлем и др. (1929), И. В. Красовской (1935) отмечено, что растения с глубокоуходящей корневой системой не только не страдают от засухи, но и выделяют в верхние сухие горизонты воду, увлажняют почву.

Мы задались целью выяснить, не используется ли при почвенной засухе вода корневых выделений растений с глубокоуходящей корневой системой стоящими рядом растениями с поверхностно расположенными корнями. Вероятно, подобная обстановка может сложиться как в сообществах культурных растений — в чистых и смешанных посевах, так и в природных фитоценозах.

Известно, что в практике сельского хозяйства используются смешанные посевы кукурузы с соей, бобами и др. культурами. При этом корневая система растений кукурузы распространяется на глубину до полутора-двух метров и использует воду из хорошо увлажненных слоев почвы. Для сои же характерно мелкое расположение основной массы корней, залегающих обычно в пахатном горизонте. На плодородных почвах глубина залегания корней сои достигает 30—60 см.

Чтобы выяснить, может ли растение сои в сухой почве длительное время существовать за счет увлажнения почвы корнями кукурузы, нами в 1963 г. был поставлен ряд опытов.

Внутри сосуда системы Митчерлиха, набитого почвой, помещался поллитровый стакан с той же почвой, составленной по равному весу из $\frac{1}{3}$ песка, $\frac{1}{3}$ почвы и $\frac{1}{3}$ перегноя.

По три 7-дневных растения кукурузы сорта 'Одесская 10' высаживались так, что одна прядь (половина) корней была внутри стакана, а другая прядь (остальные корни) — в сосуде. Внутри стакана одновременно высаживалось одно 2-дневное растение сои сорта 'Амурская 264'. Верхняя часть корней кукурузы в дальнейшем очищалась от земли и смазывалась вазелином для того, чтобы предотвратить поднятие воды по корням механическим путем.

В качестве контроля были взяты такие же сосуды со стаканами внутри, но растения кукурузы помещались целиком вне стакана, и их корни не могли проникнуть в стакан через стеклянные стенки. Растение сои росло внутри стакана изолированно от корней кукурузы.

Полив почвы в сосудах производили одинаковым количеством воды, по 250—500 г в день. Ежедневно давали по 35 г воды на стакан в опытном и по 25 г в контрольном варианте.

Повторность опыта 13—18-кратная.

Через два месяца после посадки, к 25 мая, растения кукурузы имели 9—13 листьев и высоту 157 см. Их корни располагались так, что в сосуде находилось $\frac{4}{5}$, а в стакане $\frac{1}{5}$ всех корней (табл. 1).

Таблица 1

Характеристика растений кукурузы по высоте, весу корней и надземной массы

Дата исследования	Фаза развития	Высота (см)	Вес трех растений (г)			
			надземной массы	корней в стакане	корней в сосуде	всего
24/V	9—13 листьев	157	445	25	125	595
25/VI	Выбрасывание метелки	190	593	55	144	792

Характеризуя растения сои, высаженные в центр стакана, следует отметить, что соя в опытном варианте была явно угнетена растением кукурузы. Растение сои в опытном варианте по высоте и весу меньше, чем в контроле, несмотря на более обильный полив. Это объясняется тем, что в стаканах опытного варианта не только корни сои, но и корни кукурузы, которые так же использовали поливную воду. Поэтому и влажность почвы в стаканах опытного варианта была ниже на 4%, чем в контроле (табл. 2 и 3).

Таблица 2

Высота, вес и влажность листьев растений сои

Варианты	Высота (см)	Число листьев	Вес растений (г сухого вещества)	Привес за 1 месяц (г сухого вещества)	Влажность листьев (%)
24 мая					
Опытный	34	10	$1,87 \pm 0,10$	—	77,9
Контроль	37	8	$2,01 \pm 0,08$	—	73,2
25 июня					
Опытный	34	10	$2,16 \pm 0,10$	0,29	60,4
Контроль	37	8	$2,00 \pm 0,07$	—	10,0

Полив почвы в стаканах опытного и контрольного вариантов прекратили 25 мая. Через неделю наступило резкое изменение в состоянии растений сои в контрольном варианте. Они начали

завядать и вскоре погибли. В течение июня месяца растения сои не получали воды. Влажность листьев сои в контрольном варианте к 25/VI снизилась до 10%, листья и стебли скрутились, побурели, стали хрупкими. Влажность почвы в стаканах снизилась до 6,4%, приближаясь к мертвому запасу влаги в почве.

Таблица 3
Влажность почвы в стаканах (в %)

Наименование вариантов	24/V	25/VI
Опытный	$14,5 \pm 0,8$	$7,4 \pm 0,1$
Контроль	$18,5 \pm 0,5$	$6,3 \pm 0,1$

Растения сои в стаканах опытного варианта, где ее корни соприкасались с корнями кукурузы, несмотря на прекращение полива, продолжали жизнедеятельность: рост растений в высоту прекратился, но листья сохранили тургор и зеленую окраску. Даже через месяц после прекращения полива влажность листьев составляла 60,4%. Растения транспирировали воду, так как влажность почвы в стаканах опытного варианта не падала ниже коэффициента завядания и равнялась 7,4%, что на 1,1% выше, чем в контроле (табл. 3).

Увлажнение почвы в стаканах опытного варианта происходило за счет воды корневых выделений кукурузы. Находясь одной прядью в поливаемом сосуде, а другой — в стакане, корни кукурузы увлажняли сухую почву в стакане до влажности завядания или несколько выше ее. Эту влагу и использовало растение сои на транспирацию.

Транспирация растений сои определялась в токе воздуха. Для этого поверхность почвы в стакане заливали расплавленной смесью вазелина с парафином, и опускали в нее горловиной вниз коническую стеклянную колбу с двумя отростками. Отростки расположены в нижней и верхней частях колбы, на противоположных стенках, для того чтобы протягиваемый через колбу воздух хорошо обдувал заключенное в ней растение сои. Ток воздуха в колбе создавался насосом, работающим от электромотора мощностью 40 вт. Чтобы поступающий в колбу воздух не имел влаги, его осушали путем пропускания через две U-образные хлоркальциевые трубки, которые сменялись в течение дня 2—3 раза по мере увлажнения в них адсорбента. Транспирируемая соей вода улавливалась в другой паре U-образных хлоркальциевых трубок.

Количество транспирируемой соей воды учитывалось путем взвешивания второй пары трубок до и после протягивания через них воздуха (рис. 1).

Транспирация сои определялась ежедневно в течение пятнадцати часов с 5—6 часов утра до 20—21 часа вечера в продол-

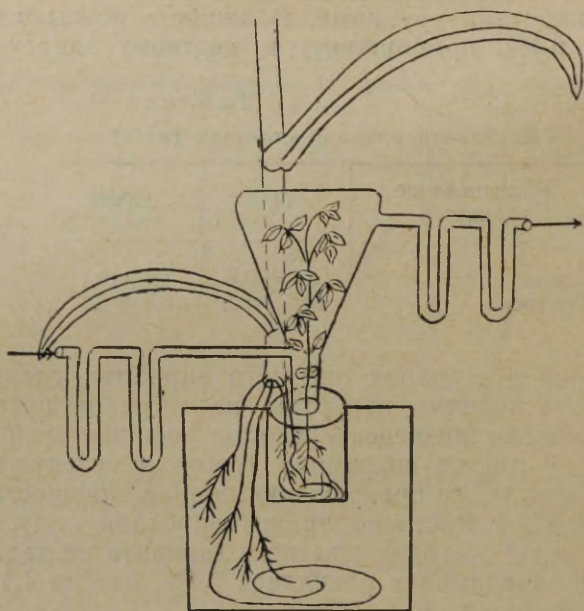


Рис. 1. Схема установки для определения транспирации сои в токе воздуха.

жение трех дней. Выяснено, что растение сои транспирирует за день от 3-х до 7 граммов воды (табл. 4).

Таблица 4

Величина транспирации растений сои за счет поглощения воды из корневых выделений кукурузы (в г с одного растения сои)

Повторности	14/VII	15/VII	16/VII
I	6,87	5,52	3,57
II	3,81	2,97	3,24

Вероятно, количество воды, поглощаемое и транспирируемое соей, является только частью той влаги, которая выделяется корнями кукурузы в сухую почву стакана. Основная часть корневых выделений адсорбируется самим растением кукурузы.

Определив количество воды, поглощаемое соей из корневых выделений кукурузы в течение дня, мы задались целью установить величину поглощения и транспирации воды соей в продолжение месяца. Для этого мы брали величину прироста растений сои в граммах сухого вещества за этот срок и умножали ее на коэффициент транспирации.

Растения, взятые для определения коэффициента транспирации, по приросту сухого вещества, содержанию влаги в тканях листьев и другим признакам были очень близки к опытным растениям сои. Поэтому коэффициент транспирации, вычисленный для этих растений, был принят и для опытных растений (табл. 2 и 5).

Таблица 5

Характеристика растений сои, взятых для определения коэффициента транспирации

Дата исследования	Высота (см)	Число листьев	Влажность листьев (%)	Вес растений (в г сухого вещества)	Привес за месяц (в г сухого вещества)	Расход воды на транспирацию (г)	Коэффициент транспирации
24/V	37	8	73,2	$2,014 \pm 0,08$	—	—	—
25/VI	38	8	66,6	$2,216 \pm 0,05$	0,202	83	412

Таким образом, при коэффициенте транспирации, равном 412, опытные растения сои с привесом в 0,296 г (табл. 2) в течение месяца получили 122,9 г воды из корневых выделений растений кукурузы.

Корни кукурузы, находясь в стакане с сухой почвой, не только не отмирали, а, наоборот, за месяц вдвое увеличили свой вес — от 25 до 55 г (табл. 1). Кроме того, они обеспечили соседнее растение сои водой, за счет чего растение сои выжило и при последующем поливе тронулось в рост.

Выводы

1. Растения сои сохраняют жизнедеятельность в сухой почве в течение 1—2 месяцев за счет поглощения воды из корневых выделений кукурузы.

2. Соя в сухой почве поглощает из корневых выделений кукурузы от 3 до 7 г воды за день и до 123 г воды в месяц.

3. Растение сои улавливает лишь часть воды корневых выделений кукурузы. Большая часть корневых выделений воды кукурузы, по-видимому, адсорбируется самой кукурузой.

ЛИТЕРАТУРА

- Иванов В. П. Изучение внутривидовых отношений кукурузы и кормовых бобов через их корневую систему в чистых и смешанных посевах (с применением метода меченых атомов). Сборник «Проблемы внутривидовых отношений организмов», Томский университет, 1962.
- Красовская И. В. Предельная влажность почвы для развития узловых корней хлебных злаков. Труды по прикладной ботанике, генетике и селекции, сер. 3, вып. 8, 1935.
- Николаев Г. В. Передвижение фосфора, кальция и серы от одних растений к другим через их корневые системы. Физиология растений, том 10, выпуск 4, 1963.
- Magistad O. C. and Breaseale J. F. Plant and soil relations at and below the wilting percentage. Arizona Agricultural Experiment Station Technical Bulletin, Nr. 25, 1929.

ЗАВИСИМОСТЬ МИКРОБИОЛОГИЧЕСКОЙ АКТИВНОСТИ ПОЧВ КУЛЬТУРНЫХ ПАСТБИЩ ОТ ДЛИТЕЛЬНОСТИ ИХ ИСПОЛЬЗОВАНИЯ

Л. И. Вийлеберг

Тартуский госуниверситет

Для создания прочной кормовой базы животноводства, являющегося ведущей отраслью сельского хозяйства в Эстонской ССР, важное значение имеет выработка правильного режима содержания культурных пастбищ.

В течение ближайших 20 лет в нашей республике предусмотрено улучшить использование около 1 млн гектаров малопродуктивных земель, в том числе занятых под естественными покосами и пастбищами. Малопродуктивные естественные луга предусмотрено превратить в высокопродуктивные культурные пастбища (Адоян, 1961).

Природные условия нашей республики позволяют в большинстве случаев получать с культурных пастбищ при относительно небольшой себестоимости много кормов (от 4 до 10 тыс. кормовых единиц с га).

В республике уже накоплен богатый опыт по продолжительному поддержанию продуктивности пастбищ на высоком уровне.

Травостой долголетних пастбищ отличается более разнообразным видовым составом с достаточным содержанием ценных злаковых и бобовых трав, которые повышают содержание белка в кормах благодаря свойственной им способности фиксировать атмосферный азот. Разнообразный по видовому составу травостой обычно более долговечен и менее подвержен опасности вымерзания по сравнению с монокультурой.

На формирование дернины пастбищ оказывают влияние внесение удобрений и режим выпаса.

Степень выживаемости видов в травостое пастбищ в значительной мере зависит от влажности почвы, активности микробиологических процессов в ней и может изменяться в значительных пределах (Клинцаре, 1961).

Известно, что растения выделяют через корневую систему в почву различные сахара, органические кислоты, аминокислоты, витамины, антибиотики и т. д. (Красильников, 1954). Корни способствуют лучшей аэрации почвы и уравнивают ее кислотность (Раппо, 1950), в связи с чем в непосредственной близости от корней (в ризосфере) общая численность бактерий оказывается особенно высокой. Под различными травами микрофлора оказывается неодинаковой. В случае выращивания смеси трав корневые выделения окажутся также более разнообразными, благоприятствуя развитию разнокачественной микрофлоры. Последняя, в свою очередь, создает лучшие условия для обеспечения растений необходимыми питательными элементами. Указанные обстоятельства, по-видимому, и являются наиболее вероятной причиной преимуществ использования смеси трав по сравнению с их чистой культурой.

Согласно данным Смалий (1959), Бершовой (1959), Букач (1956) и др., значение бобовых компонентов в травостое заключается не только в накоплении азота, но также в том, что они путем выделения в почву аминокислот, в частности триптофана, способствуют синтезу микроорганизмами ростовых веществ.

Клинцаре (1961) отмечает, что в почвах естественных пастбищ микроорганизмы в основном сосредоточены в поверхностном слое (0—10 см), тогда как в почвах культурных пастбищ они расположены на всей глубине пахотного горизонта. При этом в нижних слоях пахотного горизонта общая численность бактерий, актиномицетов и разлагающих целлюлозу микроорганизмов оказывается даже выше, чем в поверхностном слое.

По данным Гурфель (1962), в почвах культурных пастбищ максимальное содержание бактерий приходится на поверхностный слой (0—5 см), а на глубине оно снижается.

Виноградова (1956) приходит к заключению, что активность микробиологических процессов в почвах культурных пастбищ и продуктивность последних зависит не столько от продолжительности их использования, сколько от применения правильной системы удобрений.

Гурфель (1962), исходя из происходящих в почвах микробиологических процессов и возможностей их регулирования, указывает, что необходимо отдавать предпочтение культурным сенокосам 4—5-летнего возраста и многолетним культурным пастбищам 20—30-летнего пользования, так как с удлинением сроков пользования пастбищами не наблюдается снижения интенсивности микробиологической деятельности и урожайности трав.

В нашей республике за последние 40 лет проведена большая работа в Научно-исследовательском институте земледелия и мелиорации по выработке наиболее рациональных способов закладки и содержания культурных пастбищ, повышения устойчивости травостоя, улучшения состава смесей трав, по совершенствованию приемов обработки и удобрения и изучению других связанных с ними вопросов. Недостаточно изученным при этом остается микробиологический фактор, на что указывают также Тоомре (1961) и Гурфель (1961).

В связи с этим под нашим руководством на кафедре физиологии и биохимии растений Тартуского государственного университета начиная с 1961 года проводилось изучение зависимости численности микроорганизмов в почвах культурных пастбищ от длительности их использования.

Изучению подвергались пастбища Йыгеваской селекционной станции с дерниной из ежи сборной 3-, 10-, 35-летнего возраста и с дерниной из мятлика-белого клевера 7-, 15-, 29- и 42-летнего возраста. Пробы почв для микробиологического анализа брались на глубине от 2 до 20 см пахотного горизонта. В почвенных пробах определялась численность аммонификаторов, аэробных целлюлозоразлагающих бактерий, азотификаторов (*Azotobacter*, *Cl. pasteurianum*), актиномицетов и грибов. Анализы проводились в большинстве случаев ежемесячно в течение всего года.

Из результатов анализов выясняется, что зимние низкие температуры заметно не снижают деятельности различных физиологических групп микробов в почвах многолетних культурных пастбищ при травостое из ежи сборной, мятлика и белого клевера.

Общая численность микробов в почве указанных пастбищ достигает максимума осенью и зимой, тогда как минимальное их количество приходится на период с мая по август (табл. 1).

Содержание аэробных целлюлозоразлагающих бактерий и *Cl. pasteurianum* оказывается высоким весной и осенью, почвенных грибов — осенью и зимой, а актиномицетов — летом и осенью (табл. 1 и 2).

В дернине различного возраста культурных пастбищ не наблюдается больших различий в содержании аммонифицирующих бактерий; можно говорить лишь о слабо выраженной тенденции превалирования их численности у пастбищ меньшего срока пользования.

Нами не обнаружено также различий в содержании аэробных целлюлозоразлагающих бактерий в почвах культурных пастбищ в зависимости от продолжительности их использования. В почве менее многолетних пастбищ относительно обильнее представители из рода *Cytophaga*, а в почвах более многолетних пастбищ — представители из рода *Cellvibrio* и *Cellfalcicula*.

Численность аммонифицирующих и аэробных целлюлозоразлагающих бактерий в почвах культурных пастбищ различного возраста (1962—1964 гг.)

Т а б л и ц а 1

Возраст пастбищ (в годах)	1962 г.										1963 г.								1964 г.					
	I	II	III	V	VI	VII	X	XI	XII	III	IV	V	VI	VII	VIII	IX	XI	II	III	VI	VII	VIII		
Количество аммонифицирующих бактерий (в млн. на 1 г абс. сух. вещества почвы)																								
Травостой из ежи сборной																								
4	46	36	56	10			60	70	59	42	55	30	24	15	16	30	22	11	29	24	25	20		
10	38	30	60	14			33	50	49	31	44	38	31	13	20	35	29	20	90	23	27	19		
36	24	23	45	15			26	36	33	20	55	40	29	6	8	15	11	12	45	18	19	34		
Травостой из лисохвоста и белого клевера																								
7	20	20	28	8			23	60	57	50	55	35	27	15	19	30	16	12	80	24	25	20		
15	51	43	85	20			40	45	43	47	58	42	34	14	15	10	11	24	43	24	26	13		
29	49	30	60	44			26	40	36	10	21	19	12	11	12	10	10	9	44	17	18	15		
42	48	13	24	14			60	80	65	40	50	45	28	16	19	20	7	16	34	13	11	10		
Количество аэробных целлюлозоразлагающих бактерий (в млн. на 1 г абс. сух. вещества почвы)																								
Травостой из ежи сборной																								
4	25	25	60	25			55	60	20	25	60	25	60	60	6	6	6	1	1		10	10		
10	6	6	60	25			25	25	6	25	25	25	20	60	60	25	25	1	1		95	40		
36	6	25	50	25			13	13	6	25	60	6	6	6	6	6	6	0,1	0,3		115	15		
Травостой из лисохвоста и белого клевера																								
7	1	6	25	25			60	60	25	25	60	25	6	25	25	6	6	1	1		10	10		
15	3	6	25	6			25	25	3	3	6	3	6	25	25	6	13	0,3	0,6		25	45		
29	3	13	25	5			6	25	25	25	25	13	6	3	6	3	6	0,6	0,6		75	4		
42	25	25	60	25			20	20	6	6	25	6	6	6	6	3	6	0,1	0,1		10	95		

Численность грибов и актиномицетов в почвах культурных пастбищ различного возраста (1962—1964 гг.)

Возраст пастбищ (в годах)														
	XI	XII	I	III	IV	VI	VII	VIII	IX	X	VI	VII	VIII	IX
Количество грибов (в тыс. на 1 г абс. сух. вещества почвы)														
	Травостой из ежи сборной													
3	60	20	130	30	60	5	70	120	140	110				
10	20	80	70	30	30	7	10	60	70	60	89	83	50	90
35	30	100	80	50	50	9	30	40	70	40	70	74	75	97
	Травостой из лисо- хвоста и белого клевера													
7	40	120	80	70	100	6	50	120	120	110	60	72	38	86
15	20	120	100	20	40	2	50	140	150	100	53	59	59	107
29	7	120	90	40	60	20	50	80	80	80	92	102	56	149
42	30	140	120	20	70	3	20	100	80	40	50	49	76	71
Количество актиномицетов (в млн. на 1 г абс. сух. вещества почвы)														
	Травостой из ежи сборной													
3	0,3	0,2	0,2	0,2	1,1	0,5	0,5	1,8	2,3	1,9				
10	0,4	0,3	0,2	0,5	1,2	0,7	0,6	2,2	2,5	1,6	1,0	1,0	2,3	4,2
35	0,2	0,1	0,2	0,1	1,0	1,4	1,4	0,6	1,3	1,0	4,7	3,1	6,8	5,6
	Травостой из лисо- хвоста и белого клевера													
7	0,3	0,2	0,1	0,4	1,4	1,8	1,6	1,2	2,0	1,7	2,1	1,5	1,3	2,0
15	0,2	0,2	0,2	0,2	1,0	2,0	2,1	1,6	2,1	1,4	1,6	1,0	3,1	1,8
29	0,1	0,2	0,2	0,2	1,0	1,8	1,5	0,4	1,8	1,2	2,0	1,2	3,2	2,4
42	0,3	0,1	0,2	0,2	1,1	0,9	0,6	1,0	2,1	0,9	2,9	2,5	4,6	4,3

По содержанию почвенных грибов почвы культурных пастбищ 3-летнего пользования при травостое из ежи сборной превосходили почвы многолетних пастбищ. В случае травостоя из мятлика и белого клевера указанных различий в численности почвенных грибов не наблюдалось.

В отношении численности актиномицетов имеет место тенденция повышения данного показателя с увеличением долголетия пастбищ; содержание же *Cl. pasteurianum* оказывается выше в более молодых пастбищах. Наличие *Azotobacter sp.* обнаружено только в почвах пастбищ 7-летнего пользования при травостое из белого клевера.

Приведенные в настоящей статье данные касаются лишь численности различных физиологических групп бактерий в почвах культурных пастбищ без учета интенсивности их деятельности. Задачей дальнейшей работы является определение активности бактерий с использованием соответствующих методов (Петрова, 1963 и др.).

В заключение можно утверждать, что биогенная активность почв культурных пастбищ при травостое из ежи сборной, мятлика и белого клевера при правильном режиме ухода мало зависит от продолжительности использования. Даже при очень длительных сроках использования пастбищ сохраняются условия для сравнительно интенсивного протекания почвенных микробиологических процессов, способствующих обеспечению кормовых трав питательными веществами.

ЛИТЕРАТУРА

- Бершова О. И. Действие микроэлементов на ферментативную активность и образование биологически активных веществ типа гетероауксина ризосферными микроорганизмами. Тезисы докладов совещания по исследованию роли микроорганизмов и продуктов их жизнедеятельности в питании растений. Л.—М., 1959.
- Виноградова Т. А. Микробиологические процессы в почвах культурных пастбищ и активация их при внесении органических удобрений. Изв. АН ЭССР, т. V, № 2, 152—164, 1956.
- Гурфель Д. Б. Микробиологические процессы в почвах культурных пастбищ и их зависимость от способов использования. Сб. «Вопросы долголетия культурных пастбищ». Таллин, 79—85, 1961.
- Клинцаре А. Я. Состав аэробной микрофлоры в почвах естественных лугов. Вопросы сельскохозяйственной микробиологии V. Рига, 65—73, 1961.
- Красильников Н. А. О роли микробов в жизни растений. М., 9, 1954.
- Многолетние травы в лугопастбищных севооборотах. Сборник ВИК-а, М., 1951.
- Петрова А. Н. Методика определения биологической активности почвы. Почвенная и сельскохозяйственная микробиология. Ташкент, 106—110, 1963.
- Смалый В. Т. Образование биологически активных веществ бактериями ризосферы пшеницы. Тезисы докладов совещания по исследованию роли микроорганизмов и продуктов их жизнедеятельности в питании растений. Л.—М., 1959.

Тоомре Р. И. Результаты исследований по культурным пастбищам и предстоящие задачи исследовательской работы в этой области в Эстонской ССР. Сб. «Вопросы долголетних культурных пастбищ». Таллин, 25—38, 1961.

Adojaan A. Rohumaaviljelus Eestis. Tallinn, 1961.

Bukatsch F., Bürger K., Schüller M. Untersuchungen über Eiweiss und Eiweissstoffwechsel bei *Azotobacter* mit besonderer Berücksichtigung der Endkörper. Zentralbl. für Bakt. II Abt., B. 109, H. 9/12, 226—236, 1956.

Gurfel D. Mulla mikroorganismide tegevusest pikaajaliste kultuurrohmaade saagikuse kujundamisel. «Sotsialistlik Põllumajandus», nr. 21, 976—977, 1962.

Rahno P. Mikroobid mullas ja nende tegevuse teadlik suunamine. Tallinn, 13—14, 1950.

О РАСПРОСТРАНЕНИИ НЕКОТОРЫХ СВОБОДНОЖИВУЩИХ АЗОТОФИКСИРУЮЩИХ БАКТЕРИЙ В ПРОФИЛЕ ПОЧВ РАЗЛИЧНОЙ СТЕПЕНИ ОКУЛЬТУРЕННОСТИ

О. Рыс

Институт экспериментальной биологии АН ЭССР

Развитие и рост культурных растений очень часто заторможен вследствие дефицита азота в почве. Одной из наиболее эффективных возможностей покрытия имеющегося дефицита азота в почве является использование биологического азота, т. е. азота, накапливаемого в почве бактериями, связывающими молекулярный азот атмосферы.

Важность проблемы биологической фиксации азота подчеркивается в постановлении ЦК КПСС и Совета Министров СССР «О мерах по дальнейшему развитию биологической науки и укреплению ее связи с практикой» от 9 января 1963 года. В настоящее время проблема биологической фиксации азота является важнейшей проблемой в почвенной микробиологии.

Среди азотофиксирующих микробов прежде всего должны быть отмечены симбиотические организмы. Наиболее известны клубеньковые бактерии бобовых растений.

Помимо симбиотических азотособирателей, в почве имеются и свободноживущие микроорганизмы, причем в настоящее время установлено около 20 их видов (Возняковская, 1963). Как известно, из них наибольшее практическое значение имеют аэробный азотофиксатор *Azotobacter chroococcum* и анаэробный *Clostridium pasteurianum*. Кроме того, сотрудникам нашего института П. Х. Рахно и В. И. Тохверу (Рахно и Тохвер, 1957; Тохвер, 1956) удалось зимой 1955 года выделить из промерзшей полевой почвы колхоза им. И. В. Мичурина Харьковского района ЭССР новый термофильный возбудитель фиксации атмосферного азота *Thermobacillus azotofigens*, который по способности

усваивать молекулярный атмосферный азот близок к *Clostridium pasteurianum*.

Целью наших исследований было проследить распространение азотобактера, *Clostridium pasteurianum* и *Thermobacillus azotofigens*, а также аэробных целлюлозоразлагающих микроорганизмов, имеющих с азотобактером симбиотические взаимоотношения (Штуцер, 1945; Возняковская, 1954), в профиле почв Эстонской ССР в зависимости от их различной окультуренности и по возможности установить причины, тормозящие или стимулирующие их развитие.

Экспериментальная часть этой работы проведена в летние периоды 1961, 1962 и 1963 гг. Почвенные образцы (всего 607) брались со всех видов почв нашей республики, кроме эродированных, с различных генетических горизонтов почвенного профиля.

Методика

Образцы для анализов брались одновременно из неокультуренной и окультуренной почвы, расположенной на одной и той же территории. Расстояние между шурфами при этом обычно было от 2 до 10 м. Соответствующие места отбора образцов были выбраны с таким расчетом, чтобы в обе пробы попала почва одного и того же вида.

Микробиологические анализы почвенных образцов проводились в лаборатории микробиологии Института экспериментальной биологии АН Эстонской ССР. Анализы велись в основном на средах и по методике, утвержденной конференцией почвенных микробиологов в 1953 году.

Выделение азотобактера из почвы производилось одновременно двумя способами:

- 1) методом посева почвенной суспензии на агаровую среду Эшби и
- 2) методом почвенных комочков.

При помощи метода посева почвенной суспензии можно было определить численность азотобактера в исследуемой почве, но малая чувствительность этого метода не позволила обнаружить данного микроорганизма при его низком титре.

Метод комочков, наоборот, отличался значительно более высокой чувствительностью (особенно при продолжительности времени инкубации до трех недель и более), но при помощи этого метода получались лишь ориентировочные данные относительно численности азотобактера в исследуемой почве.

Количество колоний *Thermobacillus azotofigens* учитывалось на агаровой среде Тохвера (1956) после 1—2-суточного выдерживания в термостате при температуре 60°С. В большинстве случаев присутствие этой бациллы проверялось микроскопически. Кроме того, был проведен и агрохимический анализ почвы.

О распространении азотобактера в почвах Эстонской ССР

В итоге исследований выяснилось, что распространение азотобактера в почвах Эстонской ССР зависит главным образом от состояния окультуренности и реакции соответствующих почв. Влияние других факторов, как влажность почвы, содержание подвижных P_2O_5 , K_2O , гумуса, механический состав почвы, ха-

рактёр высшей растительности и др., не имеет такого универсального значения.

Границей реакции, ниже которой развитие азотобактера в почве значительно заторможено или совершенно подавлено, для наших минеральных почв можно считать pH_{KCl} 6,0, а в случае торфяных почв — pH_{KCl} 5,3—5,5.

Правда, часто удается выделить азотобактер и из почв с более кислой реакцией, но только не методом посева почвенной суспензии на агаровые пластинки, а более чувствительным методом почвенных комочков на питательном агаре.

Исходя из литературных данных, есть основание предполагать, что подобные штаммы азотобактера являются полностью или же большей частью неактивными, т. е. не фиксирующими молекулярный азот атмосферы.

Предположение, что при реакции среды ниже pH 6 рост азотобактера происходит только за счет связанного азота, подтверждают, по нашему мнению, кроме литературных данных (Мишустин, 1939; Федоров, 1963 и др.), также и следующие обстоятельства:

- 1) отсутствие роста азотобактера при посеве почвенной суспензии на агаровые пластинки;
- 2) очень медленный рост азотобактера вокруг комочков почвы на питательном агаре, а также медленная и очень слабая пигментация его отдельных колоний;
- 3) наличие экспериментальных данных, свидетельствующих о взаимосвязи между способностью различных штаммов азотобактера к образованию пигмента и их активностью (Креслинг, 1961).

Но и при реакции почвы pH_{KCl} 6,0 можно считать условия обитания для азотобактера только удовлетворительными, так как при подобной реакции посевом почвенной суспензии на агаровые пластинки выявляется лишь сравнительно низкое количество колоний азотобактера (10—40 клеток азотобактера на 1 г абс. сухой почвы).

По нашим наблюдениям, нижней границей оптимальной реакции почвы для азотобактера в условиях Эстонской ССР следует считать pH_{KCl} 6,5. Только в окультуренных торфяных почвах можно заметить достаточно хорошее развитие азотобактера и при почвенной реакции pH_{KCl} 5,7—5,8 (700—800 клеток азотобактера на 1 г абс. сухой почвы).

Из почв нашей республики для обитания азотобактера самыми благоприятными оказались окультуренные дерново-карбонатные типичные и перегнойно-карбонатные почвы (pH_{KCl} 6,3—7,3), в которых среднее содержание азотобактера в гумусовом горизонте на глубине 5 см было 2000 клеток на 1 г абс. сухой почвы. Максимальное содержание азотобактера в почвах Эстонской ССР составляет 17 000 клеток на 1 г абс. сухой поч-

вы и было обнаружено в полевой маломощной дерново-карбонатной типичной почве колхоза им. Л. Койдулы Кингисеппского района.

Азотобактер встречается в почвах Эстонской ССР постоянно и в значительных количествах (кроме указанных почв) только в окультуренных дерново-карбонатных выщелоченных почвах, а также в соответствующих окультуренных заболоченных почвах, но уже в дерново-карбонатных оподзоленных почвах проявляются первые признаки затормаживания его жизнедеятельности из-за повышения кислотности почвы.

В дерново-слабоподзолистых почвах азотобактер можно обнаружить методом высева почвенной суспензии лишь в средне- и сильноокультуренных полевых и огородных почвах со слабокислой и нейтральной реакцией ($pH_{KCl} \geq 6,0$). Титр азотобактера в таких почвах составлял обычно 30—300 клеток на 1 г абс. сухой почвы.

При особо благоприятных для азотобактера почвенных условиях (pH_{KCl} 6,5—7,0; хорошее удобрение почвы, в том числе и внесение органических удобрений) можно было обнаружить и значительно большие количества азотобактера в сильноокультуренных дерново-слабоподзолистых почвах (800—1700 клеток на 1 г абс. сухой почвы). Правда, подобные случаи встречались редко и на небольших по размерам участках.

Из 54 почвенных образцов, взятых из гумусового горизонта (с глубины 5 см) дерново-среднеподзолистых почв, азотобактер методом высева почвенной суспензии на агаровые пластинки не обнаруживался совсем. Методом почвенных комочков удалось его выделить лишь в 13 образцах (24,1%).

В дерново-сильноподзолистых почвах при любом методе учета азотобактер не обнаруживался. Такие же результаты были получены также при анализе образцов, взятых из дерново-подзолисто-глееватых, дерново-подзолисто-глеевых, торфянисто-подзолисто-глеевых, типично-подзолистых почв и других, т. е. из почв с сильнокислой реакцией.

Как уже было отмечено выше, вторым существенным условием распространения азотобактера в почвах следует считать состояние окультуренности соответствующих почв.

Особенно ярко и убедительно проявляется это в дерново-карбонатных типичных почвах. В этих почвах, хотя условия кажутся вполне пригодными для развития азотобактера (нейтральная, до слабощелочной, реакция; достаточно высокое содержание минеральных питательных веществ и гумуса), пока они находятся в неокультуренном состоянии, азотобактер или вовсе не обнаруживается или же выявляется случайно в ничтожных количествах. В то же время на окультуренных участках тех же почв всего на расстоянии 2—10 м, азотобактер исчисляется тысячами на 1 г почвы (табл. 1).

Таблица 1

Распространение свободноживущих азотфиксирующих бактерий в почвах различной степени окультуренности *

Место взятия образцов почвы	Почва	Угодье	Культура	Время взятия образца	pH _{KCl}	Содержание (в мг на 100 г воздушно-сухой почвы)		Количество микроорганизмов (в тыс. на 1 г абс. сухой почвы)				Обрастание комочков почвы (в %)
						P ₂ O ₅	K ₂ O	Аэробные целлюлозоразлагающие	<i>Clostridium pasteurianum</i>	<i>Thermobacillus azotofigens</i>	Азотобактер	Азотобактер
Кингисеппский р-н совхоз Карья	Дерново-глееватая карбонатная сред-немощная суглинистая	Лес (ольшаник)		Август	7,0	7,5	26	10	7	**	**	48
"	"	Залежь (6 лет)		"	7,0	2,5	22	0,3	10	0,11	0,36	100
"	"	Залежь (2 года)		"	7,1	2,0	22	30	80	0,73	0,81	100
"	"	Поле	Озимая пшеница	"	7,2	7,5	40	100	100	0,97	8,5	100

* Глубина взятия образцов была 5 см.

** Применяемым методом присутствие не установлено.

Есть основание полагать, что именно низкий уровень аэрируемости неокультуренных дерново-карбонатных типичных почв является одним из главных факторов, тормозящих развитие азотобактера в этих почвах, так как повышением уровня аэрируемости соответствующих почв увеличивается как численность спонтанного азотобактера в этих почвах, так и его активность (Рахно и Рыс, 1963; Рыс, 1963, 1963а).

О распространении *Clostridium pasteurianum* в почвах

Эстонской ССР

Распространение анаэробного фиксатора азота *Clostridium pasteurianum* в почвах Эстонской ССР носит совсем иной характер, чем в случае азотобактера.

Прежде всего следует отметить, что *Clostridium pasteurianum* отличается исключительной толерантностью в отношении почвенной реакции — его присутствие можно было обнаружить как в слабощелочных дерново-карбонатных типичных почвах, так и в типично-подзолистых почвах с очень кислой реакцией (pH_{KCl} 2,9).

Хотя согласно данным Ваксмана (Waksman, 1927) и Френкеля (1956) оптимальной реакцией среды для роста *Clostridium* является pH 6,9—7,3, исследования Виллиса (Willis, 1934) показывают, что смешанные культуры азотфиксирующих *Clostridium* развиваются и фиксируют азот в более широких пределах pH (от pH 4,0 до 9,5).

На степень окультуренности почвы *Clostridium pasteurianum* либо совсем не реагировал, либо реагировал малозаметно. Но все же у большинства образцов видов почв в окультуренном состоянии можно было заметить большее количество этого микроорганизма, чем у образцов тех же видов почв в неокультуренном состоянии. Отчетливее всего подобная тенденция обнаруживалась в дерново-подзолистых почвах.

Максимальное содержание *Clostridium pasteurianum* обнаружилось в дерново-глееватой выщелоченной тяжело-суглинистой огородной почве села Колу Пайдеского района (106 клеток на 1 г абс. сухой почвы). Самые минимальные количества этого микроорганизма зафиксированы в типично-подзолистых почвах (6—200 клеток на 1 г абс. сухой почвы).

О распространении *Thermobacillus azotofigens* и аэробных целлюлозоразлагающих микроорганизмов в почвах Эстонской ССР

Распространение *Thermobacillus azotofigens* и аэробных целлюлозоразлагающих микроорганизмов в почвах Эстонской ССР в общем коррелировалось с характером распространения азото-

Распространение свободноживущих азотофиксирующих бактерий по

Место взятия образцов почвы	Почва	Угодье (культура)	Время взятия образца
Пярнуский р-н лесничество Лодья	Типично-среднеподзолистая песчаная	Лес	Август
"	"	"	"
"	"	"	"
Пылваский р-н Вернора	Торфянисто-подзолисто-глеевая супесчаная	"	Июль
"	Дерново-подзолисто-глеевая супесчаная	Поле (рожь)	"
Вильяндиский р-н совх. Халлисте	Дерново-среднеподзолистая суглинистая	Поле (картофель)	Август
Вильяндиский р-н Лооди	Дерново-слабоподзолистая суглинистая	Лес	"
"	"	"	"
"	"	"	"
"	"	"	"
"	"	Огород (картофель)	"
"	"	"	"
"	"	"	"
"	"	"	"
Пайдеский р-н колх. Ленинлик Тээ	Дерново-карбонатная глееватая выщелоченная суглинистая	Естественное пастбище	"
"	"	"	"
"	"	"	"
"	"	Поле (клевер)	"
"	"	"	"
"	"	"	"

+ Применяемым методом присутствие не установлено.

Генетический горизонт	Глубина взятия образца (в см)	pH _{KCl}	Степень насыщенности (v), %	Содержание (на 100 г воздушно сухой почвы)			Количество микроорганизмов (в тыс. на 1 г абс. сухой почвы)				Обрастание комочков почвы (в %)
				Подвижный алюминий	P ₂ O ₅	K ₂ O	Аэробные целлюлозоразлагающие	<i>Clostridium pasteurianum</i>	<i>Thermobacillus azotofigens</i>	азотобактер	азотобактер
A ₀	3				21,5	37	+	0,2	+	+	+
A ₂	15	3,9	33	3,62	3,0	2	+	+	+	+	+
B	60	5,3	70	0,63	3,5	2	+	0,01	+	+	+
A ₀ A ₁	5	3,5	12	58,3	11,0	14	+	0,9	+	+	+
A ₁	5	4,9	62	2,37	3,0	6	0,06	20	+	+	+
A ₁	5	5,5	81	0,63	4,0	17	0,07	20	1,7	+	68
A ₁	5	6,3	91	0,36	4,0	6	0,2	10	+	+	24
A ₁	25	6,1			4,5	4	0,2	70	+	+	30
A ₂ B	40	5,7			0,5	9	+	10	+	+	+
BC	75	5,8			1,5	11	0,006	70	+	+	+
A ₁	5	6,8			40—45	19	800	7		0,25	100
A ₁	25	6,8	96		40—45	>40	800	100	14	0,27	100
A ₂ B	40	6,4			12,0	6	0,06	100	1,3	+	4
BC	75	7,2			1,5	2	2	100	0,89	+	8
A ₁	5	6,2			0,5	1	0,3	80	0,082	+	48
A ₁	25	6,0			0,5	2	+	100	0,16	+	12
B _г	50	6,9				1	0,8	10	+	+	+
A ₁	5	7,0			2,0	2	8	3	3,9	2,9	100
A ₁	25	6,9			0,5	1	3	80	1,7	0,007	28
B _г	50	7,3			0,5	1	0,02	10	+	0,004	16

бактера в этих почвах. Но, по сравнению с азотобактером, они оказались менее чувствительными к кислой почвенной реакции. Если, например, в типично-подзолистых почвах и торфянисто-подзолисто-глеевых почвах из изученных микроорганизмов был обнаружен лишь *Clostridium pasteurianum*, то уже в дерново-подзолисто-глееватых почвах, а также в дерново-подзолисто-глеевых почвах находились и аэробные целлюлозоразлагающие бактерии, правда, в гораздо меньших количествах (9—200 клеток на 1 г абс. сухой почвы).

Что касается *Thermobacillus azotofigens*, то в вышеназванных почвах он не обнаружен. Его присутствие можно было зафиксировать только начиная с дерново-среднеподзолистых почв.

В отношении состояния окультуренности почвы *Thermobacillus azotofigens* и аэробные целлюлозоразлагающие микроорганизмы, по сравнению с азотобактером, также отличались меньшей чувствительностью. Так, например, было обнаружено их присутствие в некоторых неокультуренных почвах (хотя в минимальных количествах), в которых азотобактер не был выявлен.

О распространении азотобактера, *Clostridium pasteurianum*, *Thermobacillus azotofigens* и аэробных целлюлозоразлагающих микроорганизмов по генетическим горизонтам почв Эстонской ССР

Для выяснения характера распространения азотобактера, *Clostridium pasteurianum*, *Thermobacillus azotofigens* и аэробных целлюлозоразлагающих микроорганизмов в профиле почв Эстонской ССР были проанализированы почвенные образцы из 67 профилей, взятые по генетическим горизонтам с различной глубины.

На основе данных анализов можно сказать следующее:

1) изучаемые микроорганизмы были представлены в наибольших количествах в гумусовом горизонте почв. Слои почвы, расположенные глубже (иллювиальный горизонт, материнская порода, а прежде всего — подзолистый горизонт), содержали их значительно меньше, или же их присутствие там вообще не было обнаружено. При этом характер населенности этих слоев почвы исследуемыми микроорганизмами находился в зависимости, прежде всего, от состояния окультуренности почвы, а именно:

а) в профилях окультуренных почв уменьшение численности изучаемых микроорганизмов происходило постепенно. Они обнаруживались обычно в относительно больших количествах и в более глубоких слоях почвы;

б) в неокультуренных почвах, наоборот, содержание исследуемых микробов было относительно низкое уже в гумусовом горизонте, а в глубоких слоях почвы — особенно низкое. При этом азотобактер, *Thermobacillus azotofigens*, а также аэробные целлюлозоразлагающие микроорганизмы нередко в профиле этих почв вовсе не были выявлены;

2) максимальное содержание азотобактера и аэробных целлюлозоразлагающих микроорганизмов обычно обнаруживалось в гумусовом горизонте на глубине 5 см. У *Clostridium pasteurianum*, а отчасти и у *Thermobacillus azotofigens*, наоборот, оно было зафиксировано, в большинстве случаев, в нижней части гумусового горизонта (на глубине 25 см);

3) *Clostridium pasteurianum* был обнаружен практически во всех образцах почвы, взятых из различных генетических горизонтов исследуемых почв с глубины до 100 см. Найти его не удалось лишь в подзолистом горизонте типично-подзолистых почв (табл. 2).

В заключение можно сказать, что численность некоторых свободноживущих азотофиксирующих бактерий в почвах различных генетических типов и видов с различной степенью окультуренности существенно различается. Особенно отзывчивы на изменения почвенных условий аэробный азотофиксатор *Azotobacter chroococcum*, в несколько меньшей степени — термофильный возбудитель фиксации атмосферного азота *Thermobacillus azotofigens* и наименее чувствителен анаэробный азотособира-
тель *Clostridium pasteurianum*.

ЛИТЕРАТУРА

- Возняковская Ю. М. О подборе микроорганизмов для использования в составе бактериальных удобрений. Микробиология, т. 32, вып. 1, 1963.
- Возняковская Ю. М. Взаимоотношения между целлюлозоразлагающими бактериями и азотобактером. Агробиология, № 4, 1954.
- Креслинъ Д. Я. Изменение реакции (рН) питательной среды в зависимости от интенсивности роста местных штаммов азотобактера. Тр. Ин-та микробиол. АН Латв. ССР, вып. 14, 1961.
- Мишустин Е. Н., Семенович М. И. Почвенная кислотность как фактор, определяющий появление в почве неактивного азотобактера. Микробиология, т. 8, вып. 1, 1939.
- Рахно П. Х. и Рыс О. О. О применении препаратов азотобактера. Микробиология, т. 32, вып. 3, 1963.
- Рахно П. Х., Тохвер В. И. О возможности усвоения молекулярного азота при температуре 50° отдельными почвенными бактериями. Доклады АН СССР, т. 112, № 1, 1957.
- Рыс О. О. Азотобактер в окультуренных и неокультуренных типичных дерново-карбонатных и перегнойно-карбонатных почвах Эстонской ССР. Тезисы докладов Всесоюз. конф. по с.-х. микробиол. 26—30 марта 1963 г., Ленинград, 1963.
- Рыс О. Распространение азотобактера в дерново-карбонатных типичных и перегнойно-карбонатных почвах Эстонской ССР. Изв. АН ЭССР, сер. биол., № 3, 1963а.

- Тохвер В. И. Предварительные данные о термофильном возбудителе фиксации атмосферного азота (*Thermobacillus azotofigens* Rahno et Tohver sp. n.). Изв. АН ЭССР, сер. биол., № 3, 1956.
- Федоров М. В. Микробиология. Изд. с.-х. лит., М., 1963.
- Френкель Г. М. Биология анаэробов и анаэробноз. Киев, 1956.
- Штуцер Ю. М. О симбиотических отношениях между целлюлозоразлагающими бактериями и азотобактером. Микробиология, т. 14, 1945.
- Waksman S. A. Principles of Soil Microbiology. Baltimore, 1927.
- Willis W. H. The metabolism of some nitrogen fixing *Clostridia*. Agricultural Exp. Station Iowa State College of Agriculture and Mechanic Arts. Res. Bull., No. 173. Ames, Iowa, 1934.

О РАЗВИТИИ ПОЧВЕННЫХ МИКРООРГАНИЗМОВ В УСЛОВИЯХ НИЗКИХ ТЕМПЕРАТУР

Л. Каарли

Эстонский научно-исследовательский институт земледелия и мелиорации

Наши сведения о развитии микроорганизмов в условиях низких температур весьма ограничены. Основные работы в этой области посвящены исследованию микробиологических процессов почв крайнего севера (Крисс, 1940, 1947; Рыбалкина, 1952, 1957; Никитина, 1955; Артаманова, 1963), а также изучению сезонности развития почвенной микрофлоры (Рахно, 1961; Seifert, 1960, 1961; Самцевич, 1955).

Не менее интересны работы, проведенные в связи с изучением сохраняемости пищевых продуктов (Алеев и Чистяков, 1945; Чистяков, Мудрецова-Висс, 1962; Носкова, Пек, 1960).

В связи с разработкой более эффективных способов применения органических удобрений и в особенности их внесения в зимний период на поверхность почвы и снега, которую проводит Эстонский н.-и. институт земледелия и мелиорации, изучение микробиологических процессов при разложении навоза и растительных остатков при низких температурах представляло теоретический и практический интерес.

В настоящей статье приводятся данные некоторых лабораторных опытов по влиянию различных температур на развитие почвенной микрофлоры, а также на динамику выделения CO_2 , которая является весьма характерным показателем суммарной биологической активности почвы.

Исследовались следующие варианты: 1) почва, 2) почва + 5% навоза, 3) почва + 2% донниковой муки, 4) почва + 2% глюкозы.

Опытные сосуды выдерживались при комнатной температуре (+17°С), +7°, +3°, +2°, 0°, -3° и -8°С. Микробиологические анализы проводились в начале опыта и на 50-ый день; определение CO_2 проводилось в течение двух месяцев.

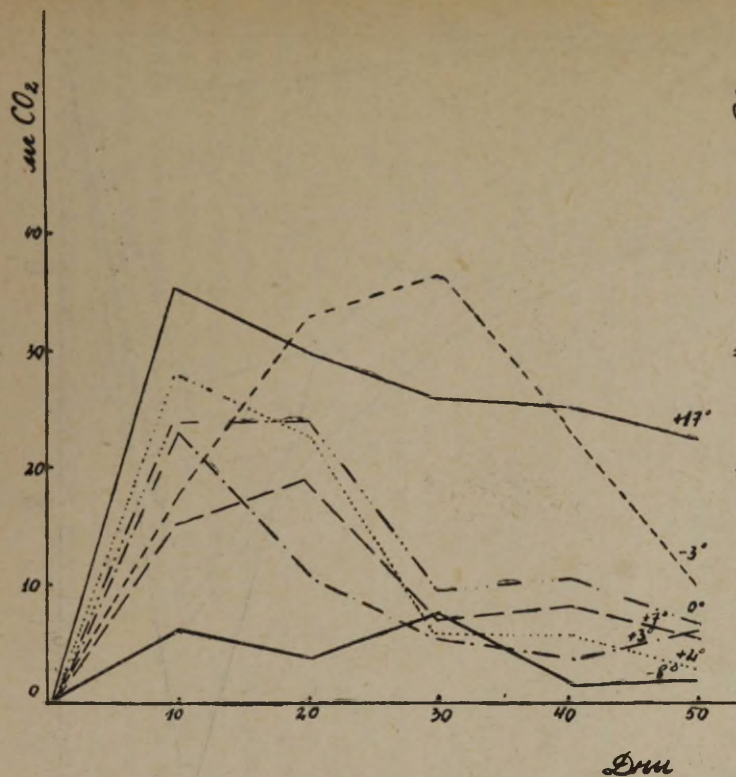


Рис. 1. Динамика выделения CO₂ из почвы при различных температурах по декадам.

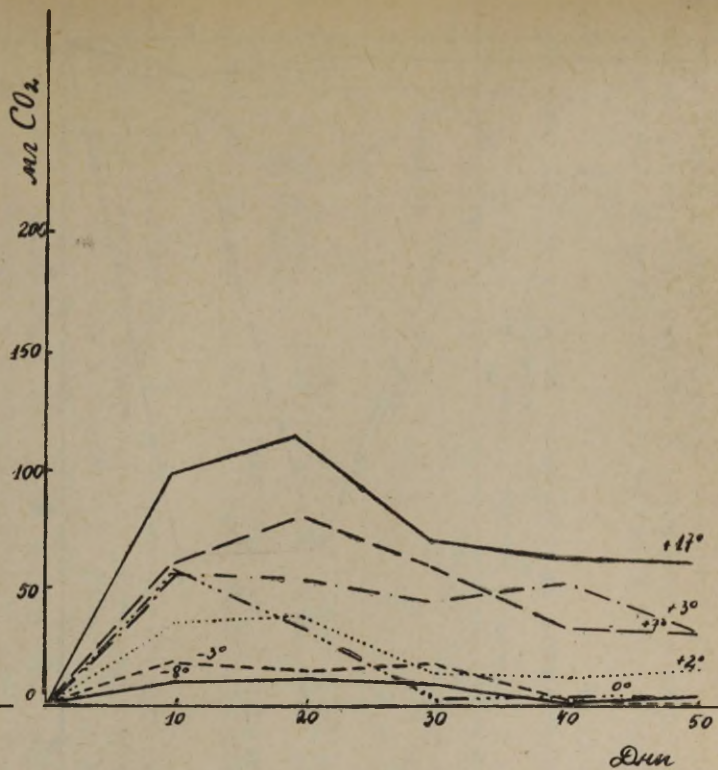


Рис. 2. Динамика выделения CO₂ из почвы с навозом при различных температурах по декадам.

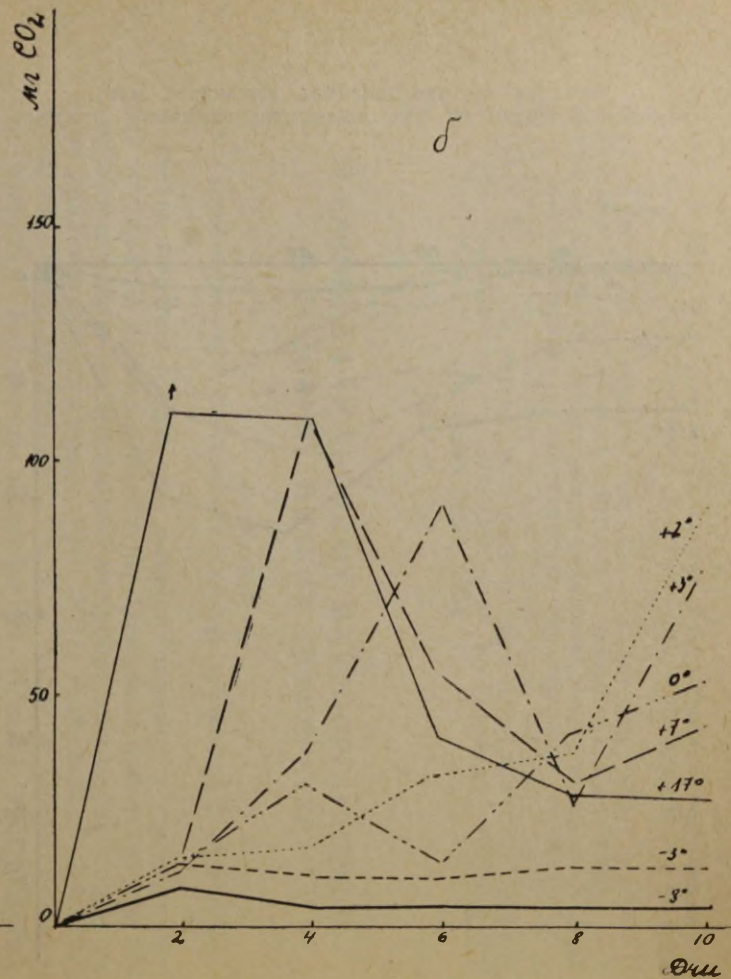
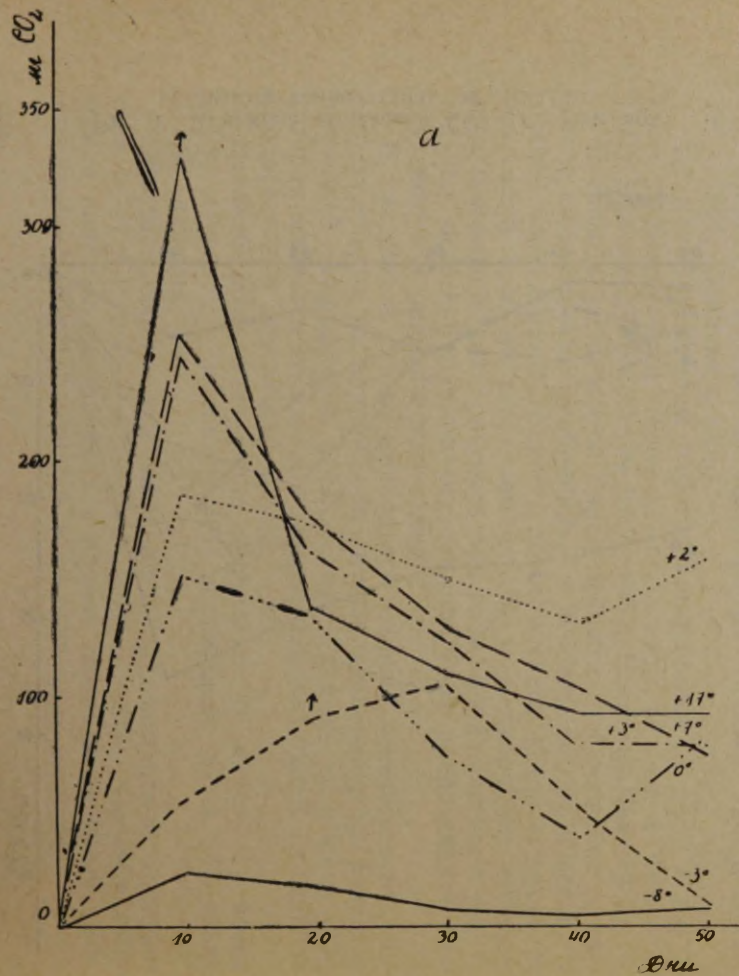


Рис. 3. Динамика выделения CO_2 из почвы с донниковой мукой. а — по декадам, б — в течение декады, (↑-предел выделения CO_2 точно не установлен).

Как видно из представленных данных (табл. 1), снижение температуры заметно уменьшает интенсивность выделения CO_2 из почвы во всех вариантах. При рассмотрении кривых выделе-

Таблица 1

Выделение CO_2 при различных температурах из почвы, обогащенной органическим веществом
(в мг/на 100 г почвы в течение 50 дней)

Варианты	Опытные серии						
	I +17°	II +7°	III +3°	IV +2°	V 0°	VI -3°	VII -8°
1. Почва	141,9	56,7	49,9	66,2	76,8	121,9	24,0
2. Почва + 5% навоза	423,9	273,9	254,5	120,9	108,0	58,5	34,3
3. Почва + 2% донниковой муки	770,0	733,6	679,8	798,1	477,6	305,0	56,5
4. Почва + 2% глюкозы	811,3	617,7	437,7	298,5	187,3	218,2	85,6

ния CO_2 по декадам (рис. 1—4) видно, что по мере снижения температуры максимум выделения CO_2 перемещается на более поздние сроки. Так, если в варианте с донником, где развитие микробиологических процессов протекало наиболее активно, максимальное количество CO_2 при комнатной температуре (+17°) было выделено в течение первых двух дней, то при +7° максимум был достигнут на 4-ый день, а при +3° — на 6-ой день. При -3° наибольшее количество CO_2 было обнаружено лишь в третьей декаде (рис. 3, а).

Относительная интенсивность выделения CO_2 почвой в различных вариантах опыта была неодинаковой и зависела в основном от усвояемости органического вещества в ней (рис. 2, 3 и 4). Разложение донника по сравнению с навозом и глюкозой протекало значительно активнее. Особенно замедленно протекал процесс разложения навоза при низких температурах (около 0° и ниже). Как известно, навоз является продуктом частичной переработки органического вещества, где освоены главным образом легко доступные питательные вещества. Поэтому в процессе его разложения не наблюдается периода столь повышенной активности, как это характерно для минерализации донника даже в условиях сравнительно низких температур.

Интересно отметить, что при -8° наиболее активным по выделению CO_2 оказался вариант с глюкозой. Здесь, очевидно, сказалась высокая усвояемость глюкозы, а также ее свойство в связи с повышением концентрации почвенного раствора снижать точку замерзания, оказывая тем самым определенную защитную функцию. Относительно небольшое количество CO_2 , выделенное в вариантах с глюкозой при температурах +7° и

+3°, очевидно, вызвано некоторым обеднением почвы подвижными соединениями азота (т. е. широким соотношением C:N).

Более активное выделение CO₂ почвой в вариантах без внесения органического вещества в интервале температур от 0° до

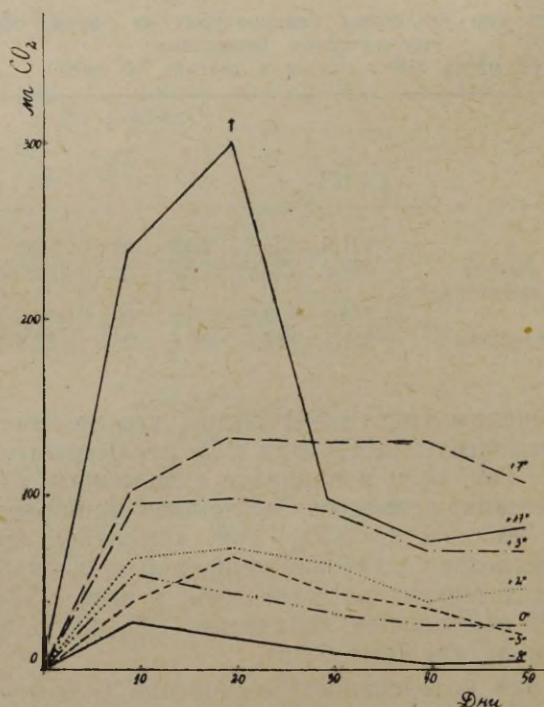


Рис. 4. Динамика выделения CO₂ из почвы с глюкозой.
(↑-предел выделения CO₂ точно не установлен).

—3° по сравнению с вариантами при +7° и +3°, по-видимому, обусловлено попеременным замораживанием и оттаиванием почвы, которое приводит к частичному разрушению почвенной структуры, а также может повышать доступность органических соединений почвы.

Микробиологические исследования показали (табл. 2), что содержание отдельных групп микроорганизмов различно при различных температурах и зависит от состава внесенного органического вещества.

Содержание общего количества бактерий, развивающихся на мясопептонном агаре (аммонифицирующих), повысилось во всех вариантах. Весьма интересными оказались данные по раз-

Таблица 2

Содержание нитрифицирующих, целлюлозоразлагающих и общего количества (на МПА) бактерий при различных температурах на 50-ый день опыта (на 1 г абс. сухой почвы)

Варианты	Температура	Общее количество бактерий на мясопептонном агаре (МПА) в млн.	Целлюлозоразлагающие бактерии в тыс.	Нитрифицирующие бактерии в тыс.
1. Почва	исходное	5,5	29,3	15,1
	+7°	9,7	522,0	12,9
	+3°	8,8	28,5	16,2
	0°	10,1	5,2	10,4
	—3°	11,9	1,8	17,9
	—8°	9,9	2,7	5,9
2. Почва + 5% навоза	исходное	18,2	5,2	17,8
	+7°	14,5	369,0	14,7
	+3°	23,6	410,0	24,9
	0°	161,2	3,1	14,8
	—3°	22,1	1,9	13,1
	—8°	7,9	0,8	8,9
3. Почва + 2% донниковой муки	исходное	13,1	1,2	23,1
	+7°	354,0	1298,0	1239,0
	+3°	442,5	1298,0	1067,9
	0°	1276,8	5,4	19,0
	—3°	1532,4	3,0	18,0
	—8°	26,2	3,2	2,5
4. Почва + 2% глюкозы	исходное	9,1	5,0	18,7
	+7°	74,3	53,1	17,0
	+3°	93,2	5,3	13,1
	0°	86,9	5,4	9,4
	—3°	84,2	0,9	15,0
	—8°	12,7	3,0	15,1

витию общего количества бактерий в образцах с навозом и донниковой мукой. При температурах 0° и —3° их содержание к концу опыта (на 50-ый день) оказалось выше, чем при температурах +7° и +3°, что на первый взгляд может привести к ложному представлению о том, что при низких температурах процесс размножения бактерий протекал наиболее активно. Эти данные, однако, легко объяснить, если иметь в виду, что процессы разложения органического вещества в почве протекают стадийно при участии различных групп микроорганизмов, сменяющих друг друга. Вначале развиваются микроорганизмы, ис-

пользующие относительно подвижные соединения (аммонифицирующие, грибы, дрожжи и др.). Позднее проявляют свою деятельность нитрифицирующие, а также микроорганизмы, усваивающие более устойчивые соединения (бактерии, разлагающие клетчатку, актиномицеты и др.). В условиях нашего опыта к 50-ому дню был уловлен такой момент, когда при положительных температурах первоначальный период бурного развития аммонифицирующих микроорганизмов подходил к концу, а численность целлюлозоразлагающих и нитрифицирующих бактерий уже значительно повысилась. При низких температурах (0° и -3°) количество микроорганизмов, развивающихся на МПА, находилось еще на максимальном уровне, так как микроорганизмы, разрушающие клетчатку, а также нитрифицирующие бактерии не оказались в состоянии их вытеснить. Эти данные хорошо согласуются и с динамикой выделения CO_2 .

Небольшое увеличение общего количества бактерий в почве без внесения органических веществ, по-видимому, связано с тем, что смачивание воздушно-сухой почвы при закладке опыта вызвало некоторое оживление микробиологической деятельности, и в момент исходного анализа равновесие не было еще достигнуто. Значительное повышение некоторых групп микроорганизмов (до 10 раз) в контрольной почве при температурах 0° и -3° в образцах, в которых велось определение выделения CO_2 , объясняется повышением доступности органических веществ почвы в условиях попеременного замораживания и оттаивания, как это уже было отмечено выше. Влияние колебаний температуры на почву, обогащенную органическими веществами, зафиксировать не удалось.

В отличие от аммонифицирующих бактерий, развитие бактерий, разлагающих клетчатку, протекало при низких температурах очень замедленно и только в отдельных вариантах (3) полностью не прекращалось при температурах ниже 0° . Более чувствительными к влиянию низких температур оказались нитрифицирующие бактерии, которые в условиях наших опытов развивались лишь при температурах $+7^{\circ}$ и $+3^{\circ}$. Однако они сохранились в почве в условиях низких температур лучше, чем целлюлозоразлагающие бактерии.

В некоторых случаях в условиях низких температур наблюдается также сравнительно энергичное развитие почвенных дрожжей и грибов. Приспособленность почвенных дрожжей к низким температурам, а также меньшая конкуренция со стороны других микроорганизмов, более чувствительных к низким температурам, позволяют им доминировать в течение более длительного времени. Развитие грибов в виде мицелия часто наблюдается макроскопически, однако вследствие их слабого спорообразования при низких температурах увеличение их количества в почве не всегда удавалось обнаружить (Kaarli, 1962).

Интенсивное размножение аэробных и анаэробных азотфиксирующих бактерий, которые, как известно, хорошо развиваются в среде, обедненной азотом, наблюдалось нами главным образом в варианте с глюкозой. При $+7^{\circ}$ количество азотобактера и *Clostridium pasteurianum* заметно увеличилось (175—200 раз). При более низких температурах (от $+3^{\circ}$ до -8°) отмечалась тенденция к уменьшению количества азотобактера, несмотря на присутствие легкодоступного углеводистого питательного вещества.

Таким образом, наши исследования показали, что при низких температурах микробиологические процессы полностью не прекращаются, однако их активность заметно снижается.

Интересно отметить, что низкие температуры в первую очередь подавляют процессы, требующие большой затраты энергии (разложение целлюлозы, азотификация, спорообразование, споропроизрастание и др.).

Своеобразный характер микробиологических процессов почвы и разложения органического вещества при низких температурах подлежит дальнейшему многостороннему изучению.

Выводы

1. Исследования показали, что при низких температурах динамика выделения CO_2 почвой позволяет определить характер и интенсивность микробиологических процессов.

2. Понижение температуры (в пределах от $+17^{\circ}\text{C}$ до -8°C) заметно снижает интенсивность выделения CO_2 . При этом, однако, тормозящее влияние низких температур на выделение CO_2 зависит от природы и усвояемости органического вещества, отношения $\text{C}:\text{N}$, а также ряда других факторов.

3. Микробиологические исследования позволили установить, что жизнедеятельность различных групп микроорганизмов в почве при низких температурах протекает по-разному:

а) менее чувствительны микроорганизмы, развивающиеся в начале разложения органического вещества, такие как аммонифицирующие бактерии, почвенные дрожжи и грибы, развитие которых наблюдалось еще при -5° , -8° ;

б) заметно подавлено развитие целлюлозоразлагающих и нитрифицирующих бактерий, деятельность которых проявляется на более поздней стадии освоения органического вещества. Развитие нитрифицирующих бактерий прекращалось при температуре $+2^{\circ}$, $+3^{\circ}$, а бактерии, разлагающие целлюлозу, медленно развивались при температуре около 0° . В связи с этим процессы разложения органических веществ в почве при низких температурах приостанавливаются, когда истощаются запасы относительно подвижных питательных веществ.

4. Можно полагать, что поздней осенью и в зимний период в условиях пониженной температуры разложение растительных остатков в почве протекает замедленно. Скорость этих процессов зависит от состава и усвояемости органических остатков, а также от температуры данной микрзоны.

5. Пониженная активность биологических процессов, протекающих в навозе при его внесении на поверхность мерзлой почвы или снега, способствует сохранению его удобрительной ценности. Слабое развитие нитрифицирующих бактерий предотвращает возможность больших потерь азота в виде нитратов. Ранней весной наблюдается активирование микробиологической деятельности в навозе и в почве, в результате чего основные процессы переработки органического вещества заканчиваются раньше и к моменту посева в почве создаются более благоприятные условия корневого питания, чем при весеннем внесении навоза.

ЛИТЕРАТУРА

- Алеев Б. С. и Чистяков Ф. М. Микробиология консервирования. М., 1945.
- Артаманова О. И. Микроорганизмы почв острова Среднего (Северная Земля). Микроорганизмы в сельском хозяйстве. М., 1963.
- Крисс А. Е. О микроорганизмах в вечной мерзлоте. Микробиология, т. 9, вып. 9—10, 1940.
- Крисс А. Е. Микроорганизмы тундровых и полярнопустынных почв Арктики. Микробиология, т. XVI, вып. 5, 1947.
- Никитина Н. С. Сезонные изменения бактериального состава грунтов литорали восточного Мурмана. Микробиология, т. XXIV, вып. 5, 1955.
- Носкова Г. Л., Пек Г. Ю. Микробиология холодильного хранения пищевых продуктов. М., 1960.
- Рахно П. О. О сезонности развития бактерий в почвах Эстонской ССР. Eesti NSV Teaduste Akadeemia Toimetised, т. X, серия биол., № 3, 1961.
- Рыбалкина А. В. К сравнительной характеристике некоторых микробиологических процессов в северных почвах Европейской части СССР. Труды Коми фил. АН СССР, сер. геогр., вып. 1, 1952.
- Рыбалкина А. В. Микрофлора тундровых, подзолистых и черноземных почв. Микрофлора почв Европейской части СССР. Изд. АН СССР, 1957.
- Самцевич С. А. О сезонности и периодичности развития микроорганизмов в почве. Микробиология, т. XXIV, вып. 5, 1955.
- Чистяков Ф. М., Мудрецова-Висо К. Микробиология. М., 1962.
- Kaarli L. Temperatuuri toimest mulla mikrofloorale. Eesti Maaviljeluse ja Maaparanduse TU Instituudi Teaduslike tööde kogumik I, 1962.
- Seifert J. The Influence of Moisture and Temperature on the Number of Microorganisms in the Soil. Folia Microbiologica, vol. 5, 1960; vol. 6, 1961.

ВЫЖИВАЕМОСТЬ КЛЕТОК *L. PLANTARUM* ПРИ ЛИОФИЛИЗАЦИИ И ХРАНЕНИИ ПРИ РАЗЛИЧНЫХ ТЕМПЕРАТУРАХ

Я. Клаар, Р. Каазик

Эстонская сельскохозяйственная академия и Лаборатория консервного завода
Пыльтсамааского комбината РСЭПО

В целях производства таких сухих препаратов, которые легко можно было бы применять при силосовании и сохранять продолжительное время, были проведены опыты по высушиванию уплотненной культуры и биомассы *L. plantarum* (Клаар, 1961, 1963).

Поскольку при открытой сушке названных препаратов в сушильном шкафу, снабженном вентилятором, и в казеиновой сушилке количество клеток, несмотря на высокое содержание их в исходном материале, было сравнительно низким, то основное внимание было обращено на лиофилизацию.

Как известно, сохранение бактерий зависит от условий лиофилизации. По исследованиям Рекорда и Тайлора (1953), количество живых клеток в исходной суспензии при наличии значительного количества клеток *Escherichia coli* было заметно выше и после лиофилизации.

Бактерии погибают не только при замораживании и оттаивании, но также при хранении высушенной культуры в зависимости от температуры и продолжительности хранения. Так как при лиофилизации жизнеспособность бактериальных клеток снижается (Хартсел, 1948), то при исследовании их сохранности вместо элективных сред следует применять среды, содержащие различные вещества, способствующие размножению бактерий.

При замораживании и оттаивании сохранению бактериальных клеток способствует глюкоза, сахароза и другие питательные вещества (Макферлан, 1941). Хартсел (1949) показал, что различные виды *Salmonella* и *Micrococcus* сохраняются продолжительное время в замороженных куриных яйцах и размножение их начинается сразу же после оттаивания.

По исследованиям Уудбурна и Стронга (1960), *Salmonella typhimurum*, *Staphylococcus aureus* и *Streptococcus faecalis* хорошо сохраняются в суспензии, приготовленной из рисовой муки, белка куриных яиц, кукурузной патоки, альгината натрия и 0,0003 М фосфата, лучше же всего в случае применения рисовой муки и белка.

Надо отметить, что вышеназванные бактерии сохранялись в замороженном виде лучше при температуре -30° , чем при температуре -11° .

Соколов (1960) указывает, что гидрофильные коллоиды, обладая свойством интенсивно связывать воду, благоприятно

влиять на выживаемость бактерий как при замораживании, так и при сушке. Наиболее подходящими средами для лиофилизации бактерий являются комбинированные среды, содержащие органические коллоиды (желатин, сыворотка крови, яичный желток, молоко и т. д.) и сахар. Причиной вымирания лиофилизированных бактерий упомянутый автор считает не действие ферментов, а неблагоприятные для бактерий условия среды.

Фостер (1962) также нашел, что при лиофилизации молочнокислых бактерий молоко является более благоприятной средой, чем 1% раствор пептона. На сохраняемость бактерий при лиофилизации влияет также возраст культуры, который у вышеуказанных видов не должен превышать 12—24 часов. Препараты бактерий, подвергнутые сушке путем лиофилизации, сохраняются в атмосфере азота лучше при температуре -18° , чем при температуре 4° .

По исследованиям Постгейт и Хунтера (1961), хорошей средой оказался также 10% раствор сахара. В этой среде сохранялось до 95% клеток *Aerobacter aerogenes*, в растворе глицерина той же концентрации сохранялось до 96%, в мясном же бульоне без добавок погибло свыше 50% клеток.

Согласно данным М. Т. Клементи (1961), на сохранение клеток *Escherichia coli* при замораживании до -78° благоприятно влияет также более низкая концентрация (7,5% раствор глюкозы и 4,5% раствор глицерина). Так, в среде, содержащей 7,5% глюкозы, при лиофилизации сохраняется 70—100% клеток *Escherichia coli*. При кратковременном высушивании в течение 10—20 мин. в мясной сыворотке сохраняется 80—89% клеток, а в течение 3 часов — только 19% клеток. Когда к мясному бульону добавляли 7,5% глюкозы, то после 24-часовой сушки сохранялось 85% клеток. Лиофилизированные клетки хорошо сохранялись в мясном бульоне с добавлением глюкозы при температуре 4° и 21° . При этом по прошествии двух месяцев живых клеток было 75—78%, а через 6 месяцев — 55—74% от первоначального количества их.

Согласно данным Файбич, Егоровой и Писаревского (1962), глицерол благоприятно действует не только при замораживании, но и при процессе оттаивания.

На выживаемость клеток оказывает влияние окончательное содержание влаги в лиофилизированной культуре и наличие в ней кислорода (Бланков и Клебанов, 1961). Показано, что лиофилизированные клетки бактерий сохраняются при меньшем содержании влаги (ниже 5%) лучше, чем при более высоком содержании ее. По Лиону и Бергману (1961), после лиофилизации клетки бактерий лучше сохраняются при хранении в вакууме, причем вредное действие воздуха уменьшается при защитных средах.

Из приведенного видно, что среды с высоким содержанием сухого вещества в общем содействует сохранению клеток бактерий при лиофилизации. Исходя из этого, можно было предположить, что выработанные нами среды с высоким содержанием сухих веществ (ржаная мука, гороховая мука и молоко) способствуют сохранению клеток *L. plantarum* при процессе лиофилизации и при хранении их, особенно в атмосфере углекислого газа (Богданов, 1953).

При лиофилизации *L. plantarum* (S—68) состав среды культуры был следующий: ржаной муки 2000 г, гороховой муки 2000 г, обезжиренного молока 3500 г, пекарских дрожжей 75 г, мела 75 г, $\text{MnCO}_4 \cdot n\text{H}_2\text{O}$ 3,8 г, $\text{CH}_3\text{COONa} \cdot \text{H}_2\text{O}$ 38 г. Среду гидролизировали при 62—63° (Пронин и Дах, 1951), после чего стерилизовали при температуре 100° в течение 1 часа в гильзах для мороженого, снабженных соответствующей крышкой и пропеллерной мешалкой. В среду затем вносили 8% сусловую культуру двухдневного возраста. Культуру выращивали 4 суток при температуре 30—32°, после чего уплотняли сушеной мукой из солодовых ростков, мукой из шелушеного гороха или кормовыми дрожжами в пропорции 3:2. К муке прибавляли мела в количестве 1% от веса смеси. Уплотнители тщательно смешивались с культурой, после чего масса закладывалась в формы, утрамбовывалась и оставлялась в них в течение двух дней при комнатной температуре, после чего полученные брикеты измельчались и высушивались.

Для лиофилизации биомасса *L. plantarum* (S—70) приготовлялась при помощи технологической установки Вяйке-Маарьяского маслодельного завода и уплотнялась в тот же день мукой из солодовых ростков, гороховой мукой или же их смесью, кормовыми дрожжами в пропорции 1,2:1,5, причем содержание влаги в препарате снижалось до 40%. После тщательного перемешивания смесь закладывалась в формы и утрамбовывалась. Брикеты выдерживали 2 дня при комнатной температуре, а на третий день подвергали сушке.

Биомассу той же партии применяли в качестве посевного материала для гидролизованной мучной среды с высоким содержанием сухого вещества в количестве до 10 процентов по весу от смеси. Содержание влаги в размноженной биомассе составляло 47,9%. После выращивания в продолжение 36 часов биомассу с добавлением мела уплотняли вышеуказанными уплотнителями в пропорции 3:2, при помощи чего содержание влаги в препаратах доводилось до 30—31%.

Опыты по сушке препаратов *L. plantarum* проводились на консервном заводе Пыльтсамааского сельскохозяйственного комбината СРЭПК, где имеются полужабодинские установки для лиофилизации (марки *Deutsch Vakuum-Apparate Dreyer Holland-Merten GMBH Sangerhausen-Rossla* 1959). В лиофилизации

онный шкаф этой установки вмещается до 8 кг подлежащего сушке материала.

Лиофилизатор снабжен краном для введения углекислого газа, благодаря чему подвергающийся сушке материал можно насыщать углекислым газом. Перед сушкой соответствующую порцию уплотненной культуры, уплотненной биомассы или уплотненной размноженной биомассы измельчали. Измельченный материал помещали слоем в 5—6 мм в выстланные пергаментом стерилизованные алюминиевые кюветы. Процесс сушки длился $3\frac{1}{4}$ — $3\frac{1}{2}$ часа. В течение этого времени следили за температурой в лиофилизационной камере и за температурой подвергнувшегося сушке материала. Высушенные пробы упаковывались в бутылки для проб молока и дважды насыщались углекислым газом в лиофилизаторе. Бутылки с пробами, закупоренные резиновыми пробками, хранились в лаборатории при 16—18°, в холодильном шкафу при 2—4° и на складе для хранения масла Тартуского холодильника при —10°, —12°. Для определения количества клеток *L. plantarum* брали пробу весом в 10 г, которую затем размачивали в течение получаса в небольшом количестве воды. Для каждого определения брали новую бутылку с соответствующей пробой. Количество клеток *L. plantarum* определили в суловом (250 г/л) агаре, к которому добавлялось 10% дрожжевого экстракта, 0,5% ацетата натрия и 0,0025% $MnCl_2$. Способность кислотообразования сухих культур определяли по Богданову (1953) в обыкновенном пивном сусле.

При использовании лиофилизационной установки Пыльтсамааского комбината оказалось, что содержание влаги в культуре после 3,5 часов сушки было обусловлено ее тестовидной консистенцией и достигало 13,2%, причем количество клеток в этом случае равнялось $3,68 \cdot 10^{10}$ в г (табл. 1), но вследствие значительного содержания влаги оно сравнительно резко падало, особенно при температуре 16—18°. Такое уменьшение количества клеток происходило также и при хранении лиофилизированной культуры при температуре 2—4°.

В случае уплотнения культуры мукой из солодовых ростков влаги было меньше, чем в предыдущем варианте (8,4%), и количество клеток при различных температурах хранения было больше по сравнению с контрольным вариантом.

Клетки *L. plantarum* лучше всего сохранялись при уплотнении культуры гороховой мукой, причем количество клеток и при комнатной температуре по истечении 4-х месяцев достигало еще $1,59 \cdot 10^{10}$ в г. При температуре от —10° до —12° количество клеток *L. plantarum* в культуре, уплотненной гороховой мукой, сохранялось лучше, чем в других вариантах. Благоприятное действие гороховой муки сказывается и при уплотнении размноженной культуры смесью муки из солодовых ростков и гороховой муки (1:1). По истечении 4-х месяцев количество кле-

Таблица 1

Количество сохранившихся клеток *L. plantarum* (S—70) в лиофилизированной уплотненной культуре в атмосфере CO₂

Варианты опыта	Содержание влаги (%)	Температура хранения (°C)	Колич. клеток в начале опыта (в миллиардах в 1 г)	Продолжительность (в месяцах)		
				2	4	6
1. Размноженной культуры 800 г, мела 16 г (контроль)	13,2	16—18 2—4 —10, —12	36,8	18,7 20,9 28,4	9,62 13,8 20,7	3,64 6,96 17,1
2. Размноженной культуры 1200 г, муки из солодовых ростков 800 г, мела 20 г	8,4	16—18 2—4 —10, —12	26,4	17,1 18,8 22,5	10,8 14,9 19,2	6,12 9,16 16,9
3. Размноженной культуры 1200 г, гороховой муки 850 г, мела 20,5 г	9,9	16—18 2—4 —10, —12	35,1	24,4 22,8 32,1	15,9 16,7 27,4	11,4 14,3 22,8
4. Размноженной культуры 1200 г, кормовых дрожжей 800 г, мела 20 г	7,9	16—18 2—4 —10, —12	31,4	20,6 22,3 27,2	16,2 17,4 22,8	9,6 13,6 19,1
5. Размноженной культуры 1200 г, муки из солодовых ростков 400 г, гороховой муки 400 г, мела 20 г	8,9	16—18 2—4 —10, —12	28,8	20,7 21,4 23,6	14,2 16,7 21,2	8,18 10,74 17,4

ток при комнатной температуре доходило до $1,42 \cdot 10^{10}$ в г, по истечении 6 месяцев — $8,18 \cdot 10^9$ в г. Кормовые дрожжи также способствовали сохранению количества клеток *L. plantarum* как при лиофилизации, так и при хранении.

При сушке биомассы *L. plantarum* лиофилизацией количество клеток понижалось, несмотря на добавку 2% мела; падение это наблюдалось при различных температурах хранения. В случае уплотнения биомассы мукой из солодовых ростков количество клеток было заметно выше — $5,62 \cdot 10^{10}$ в г (табл. 2). Несмотря на то, что содержание влаги в лиофилизированной культуре, уплотненной мукой из солодовых ростков, было 8,7%, понижение это продолжалось сравнительно быстро также при дальнейшем хранении, особенно при комнатной температуре. Больше всего клеток *L. plantarum* сохранялось при уплотнении биомассы кормовыми дрожжами (1,2:1,5), содержание влаги в лиофилизированном препарате в этом случае было 7,1%; количество клеток после двух месяцев хранения при низких темпе-

Таблица 2

Сохранение *L. plantarum* (S—70) в лиофилизированной и уплотненной биомассе в атмосфере CO₂

Варианты опыта	Содержание влаги (%)	Температура хранения (°C)	Количество клеток в навеске опыта в миллиард. в 1 г	Продолжительность (в месяцах)		
				2	4	6
1. Биомассы 800 г, мела 16 г (контроль)	9,1	16—18 2—4 —10, —12	40,1	22,4 31,2 33,2	15,1 20,4 26,8	6,8 9,1 21,7
2. Биомассы 1200 г, муки из солодовых ростков 1400 г, мела 25 г	8,7	16—18 2—4 —10, —12	56,2	38,1 44,1 49,9	22,4 30,7 42,1	11,6 16,8 34,7
3. Биомассы 1200 г, гороховой муки 1500 г, мела 27 г.	9,6	16—18 2—4 —10, —12	67,4	42,7 49,1 56,3	29,2 32,9 44,3	15,4 22,1 41,2
4. Биомассы 1200 г, кормовых дрожжей 1500 г, мела 27 г.	7,1	16—18 2—4 —10, —12	69,1	43,2 52,1 58,4	27,2 34,6 46,7	16,5 21,4 39,4
5. Биомассы 1200 г, муки из солодовых ростков 750 г, гороховой муки 750 г, мела 27 г	8,2	16—18 2—4 —10, —12	61,4	39,8 46,7 56,1	26,1 31,1 47,7	12,4 17,9 36,2

ратурах было выше, чем в случае уплотнения гороховой мукой. Хорошая сохранность клеток *L. plantarum* в уплотненной кормовыми дрожжами биомассе явно обусловлена тем обстоятельством, что содержание в ней влаги было на 2,5% ниже, чем при сушке биомассы, уплотненной гороховой мукой.

В размноженной биомассе клетки *L. plantarum* сохранялись при лиофилизации лучше, чем при непосредственном высушивании биомассы, но по истечении 6 месяцев, вследствие высокого содержания влаги, количество клеток при комнатной температуре было $2,61 \cdot 10^9$ в г (табл. 3). Также и в случае хранения при температуре от —10 до —12° количество клеток в лиофилизированной размноженной биомассе понижалось сравнительно быстро. При уплотнении же размноженной биомассы мукой из солодовых ростков (3 : 2) количество клеток при лиофилизации сохранялось хуже, но при дальнейшем хранении количество их не падало так резко. Лучше всего клетки *L. plantarum* сохранялись в уплотненной гороховой мукой размноженной биомассе, где количество клеток после лиофилизации было $7,21 \cdot 10^{10}$ в г.

Таблица 3

Сохранение *L. plantarum* (S—70) в лиофилизированной размноженной и уплотненной биомассе в атмосфере CO₂

Варианты	Содержание влаги (%)	Температура хранения (°C)	Количество клеток в начале опыта (в миллиард. в 1 г)	Продолжительность (в месяцах)		
				2	4	6
1. Размноженной биомассы 1600 г, мела 16 г (контроль)	13,7	16—18 2—4 —10, —12	69,6	28,1 37,4 43,9	14,7 29,6 31,2	2,6 16,8 27,4
2. Размноженной биомассы 1200 г, муки из солодовых ростков 800 г, мела 20 г	8,2	16—18 2—4 —10, —12	61,5	39,1 47,8 51,2	31,2 35,2 46,4	19,8 29,8 40,7
3. Размноженной биомассы 1200 г, гороховой муки 800 г, мела 20 г	10,3	16—18 2—4 —10, —12	72,1	52,1 57,4 66,1	39,6 47,9 57,4	22,4 34,1 41,2
4. Размноженной биомассы 1200 г, кормовых дрожжей 800 г, мела 20 г	9,1	16—18 2—4 —10, —12	66,8	53,5 52,7 58,6	41,7 43,8 53,7	22,2 37,1 45,4
5. Размноженной биомассы 1200 г, муки из солодовых ростков 400 г, гороховой муки 400 г, мела 20 г	8,8	16—18 2—4 —10, —12	67,4	46,1 49,2 60,7	34,9 38,8 54,2	21,6 29,7 38,6

При этом нужно отметить, что клетки *L. plantarum* сохранялись в атмосфере углекислого газа сравнительно хорошо также при комнатной температуре. Хорошо сохранялись клетки *L. plantarum* и при лиофилизации размноженной биомассы, равно как и при уплотнении смесью муки из солодовых ростков и гороховой муки. В последнем опытном варианте сохранение клеток при температурах 16—18° и 2—4° было лучше, чем при уплотнении только мукой из солодовых ростков.

В лиофилизированной уплотненной культуре, уплотненной биомассе способность кислотообразования *L. plantarum* не снижалась в пивном сусле.

Выводы

1. Сохранение клеток *L. plantarum* при сушке сублимацией полузаводской установкой находится в непосредственной связи с количеством клеток в исходном материале. Вследствие этого

количество клеток *L. plantarum* при сушке культуры с высоким содержанием сухого вещества было ниже, чем при лиофилизации уплотненной биомассы и уплотненной размноженной биомассы.

2. При уплотнении биомассы, культуры и размноженной биомассы, предварительно высушенной мукой из солодовых ростков, гороховой мукой (или их смесью) и кормовыми дрожжами, сохранялось клеток *L. plantarum* при лиофилизации и при дальнейшем хранении в атмосфере углекислого газа больше, чем в неуплотненном препарате.

3. Сохранение клеток *L. plantarum* при лиофилизации и при дальнейшем хранении находится в непосредственной связи со свойствами уплотняющего материала. Количество клеток лучше всего сохранялось в препаратах, уплотненных гороховой мукой и кормовыми дрожжами, особенно когда содержание влаги в этих препаратах доводилось при уплотнении перед сушкой до 35% или же ниже этого; хуже количество клеток сохранялось в препаратах, уплотненных мукой из солодовых ростков, однако добавление такого же количества гороховой муки улучшало сохранность клеток.

4. Сохранение клеток *L. plantarum* как при лиофилизации, так и при хранении в атмосфере углекислого газа, лучше всего при меньшем содержании влаги в исходном материале, причем на сохранение клеток влияет не только состав исходного препарата, но также и уплотняющий материал.

5. Вопрос технологии производства сухих препаратов для силосования разрешен заводским производством культуры с высоким содержанием сухого вещества и размноженной уплотненной биомассы, их лиофилизацией и дальнейшим хранением препаратов в атмосфере углекислого газа.

ЛИТЕРАТУРА

- Бланков В. И., Клебанов С. И. Применение лиофилизации в микробиологии. Медгиз, М., 1961.
- Богданов В. М. Исследование заквасок и культур молочнокислых бактерий, высушенных методом сублимации. Тр. Всесоюзного н.-и. ин-та молочной промышленности, вып. 15, 23—38, 1953.
- Колесов С. Г. Всушивание микроорганизмов и биопрепаратов. Сельхозгиз, М., 1952.
- Пронин С. И. и Дах В. М. Влияние температуры на действие зерновых амилаз. «Биохимия зерна», сб. 1, 125—144, 1951.
- Соколов М. И. О сохранении жизнеспособности микроорганизмов при замораживании и высушивании. Сб. «Профилактика инфекции живыми вакцинами», 32—32, Медгиз, М., 1960.
- Файбич М. М., Егорова В. И. и Писсаревский Ю. С. О выживаемости микроорганизмов при замораживании. Журнал микробиол., эпидемиол. и иммунологии, том 5, 68—72, 1962.
- Clement M. T. Effects of freezing, freeze-drying and storage in the freeze-dried and frozen state on viability of *Escherichia coli* cells. Canad. J. Microbiol., vol. 7, No 1, 99—106, 1961.

- Foster E. M. Culture preservation. J. Dairy Sci., vol. 45, No. 10, 1290—1294, 1962.
- Hartsell S. E. The testing of frozen eggs for pathogenes. J. Milk and Food Technol., vol. 12, 107—108, 1949.
- Haines R. E. The effect of freezing on bacteria. Proc. Roy. Soc., B. 124, 451—463, 1938.
- Klaar J. Silobakterite (*Lactobacterium plantarum*) kasvu dünaamika ja säilimine kõrge kuivainesisaldusega söötmetes. EPA teaduslike tööde kogumik 20, 177—183, Tartu, 1961.
- Klaar J. Silobakterite (*L. plantarum*'i) biomassi tootmise tehnoloogia täiustamine. EPA teaduslike tööde kogumik 27, 167—172, 1963.
- Klaar J. *L. plantarum*'i iduarvu säilimine tahkestatud kultuuri ja biomassi pihustusmenetlusel ja lahtisel kuivatamisel. EPA teaduslike tööde kogumik 32, 146—154, 1963.
- Lion M. B. and Bergmann E. G. Substances which protect lyophilized *Escherichia coli* against the lethal effect of oxygen. J. Gen. Microbiol., vol. 25, No 2, 291—296, 1961.
- McFarlane V. H. Behavior of microorganisms in fruit juice-sucrose solutions stored at — 17,8° C (0° F). Food Research, vol. 7, 509—518, 1942.
- Postgate J. R. and Hunter J. R. On the survival of frozen bacteria. J. Gen. Microbiol., vol. 26, No 3, 367—378, 1961.
- Record B. R. and Taylor R. Some factors influencing the survival of *Bacterium coli* on freeze-drying. J. Gen. Microbiol., vol. 9, 475—484, 1953.
- Woodburn M. J. and Strong D. H. Survival of *Salmonella typhimurum*, *Staphylococcus aureus* and *Streptococcus faecalis* frozen in simplified food substrates. Appl. Microbiol., vol. 8, No 2, 109—113, 1960.

ФАКТОРЫ, ВЛИЯЮЩИЕ НА РАЗМНОЖЕНИЕ И СОХРАННОСТЬ КЛЕТОК *L. PLANTARUM* И *L. ACIDOPHILUM*

Я. Клаар

Эстонская сельхозакадемия

В целях более широкого применения силосных заквасок, предпосылкой чего является их заводское производство, мы приступили в 1958 году к исследованию динамики размножения *L. plantarum* в различных средах с добавлением веществ, активизирующих рост клеток и способствующих их сохранению. Поскольку при заводском производстве препаратов силосных бактерий техническая установка использовалась только в течение периода силосования, то исследование динамики размножения *L. acidophilum* проводилось в молочных, а также в растительных средах. В результате выработаны препараты ацидофильных бактерий со сравнительно высоким содержанием клеток, что позволило пользоваться техническим оборудованием в течение почти всего года. В 1952 году в ЭССР была разработана технология производства биомассы *L. acidophilum* на базе молочной сыворотки и гидролизата казеина, однако этот препарат не нашел широкого применения в животноводстве. При производстве аци-

дофилина некоторые авторы (Покровская, 1950) пользуются также растительными средами.

Для получения культуры *L. plantarum* с большим количеством клеток применялась ржаная мука (Рушман и Кох, 1930) вместе с гороховой мукой (Макарова, 1956). В целях повышения содержания сухого вещества и витаминов к муке прибавлялась подсырная сыворотка или обезжиренное молоко, а также сухое молоко. Мучная среда гидролизировалась при температуре 58—60°, в позднейших опытах при температурах до 63° (Пронин, Дах, 1951) в течение 4—5 часов. Для ускорения размножения *L. plantarum* к мучной среде добавляли 1% пекарских дрожжей (Орла-Йенсен и др., 1936; Иерусалимский, 1949). Кроме того, для ускорения роста *L. plantarum* добавляли 0,005% соли марганца (Орла-Йенсен, 1943; Маклеод и Снелл, 1947).

Для улучшения роста, а также для повышения буферных свойств, к мучной среде добавляли 0,5% ацетатов (Крюгер, Петерсон, 1948; Коллинс и др., 1950). Для понижения кислотности в среду вносили 1% мела, а чтобы достичь интенсивного размножения *L. plantarum* применяли высокую (6—8%) посевную норму.

Для повышения количества клеток *L. plantarum* увеличивали содержание сухого вещества в культуре до 48—50%. Для того, чтобы улучшить сохранность клеток, уплотняли выращенную культуру мукой из солодовых ростков, гороховой мукой или же мукой из овсяных хлопьев, которые в целях уничтожения дрожжей и спор плесневых грибов содержались при температуре 65—70°. Для уплотнения культуры *L. plantarum* применялись также кормовые дрожжи и сухое молоко. Во всех опытных вариантах добавляли 1% мела. Содержание воды в препарате путем добавления уплотнителей с низким содержанием влаги доводилось до 34—36%. Культуры упаковывались герметически в поллитровые банки.

Для получения биомассы культивировали *L. plantarum* в подсырной сыворотке, пастеризованной при 70—72° в течение 30 минут, к которой добавлялось 10% гидролизата из хлопчатникового жмыха или солодовых ростков.

Для приготовления гидролизата брали 10 кг названного материала, 80 л воды и 1,2—1,5 л концентрированной соляной кислоты. Гидролизаты получали при варке в течение двух часов текущим паром, после чего они фильтровались.

К сывороточно-гидролизатным средам в целях ускорения роста *L. plantarum* добавляли соли марганца 0,025 г/л. Кроме того к среде добавляли еще пепсина 0,05 г/л (Бучнев, 1950; Захарова, 1959). При сывороточных средах также применялась высокая (до 5—6%) посевная норма.

Для понижения кислотности среда периодически нейтрализовалась кальцинированной содой (через каждые 2—4 часа),

причем кислотность была в пределах 50—60 T°. После 40—44-часового культивирования клетки *L. plantarum* отделялись при помощи молокоочистителей марки «Вестфалия» и «Смычка» с измененным технологическим режимом. Биомасса упаковывалась в стеклянные банки, которые закрывались герметически.

Для улучшения сохранности клеток *L. plantarum* биомассу уплотняли мукой из солодовых ростков, гороховой мукой, кормовыми дрожжами, сухим молоком, мукой из овсяных хлопьев, кроме того добавляли 1% мела, чем доводили содержание влаги в смеси примерно до 40%.

Биомасса *L. plantarum* применялась для посадки на гидролизованные мучные среды с высоким содержанием сухого вещества. В целях ускорения роста *L. plantarum* к мучной среде добавляли солей марганца и ацетатов, а для понижения кислотности — мела. Для посадки брали 5—10 весовых процентов биомассы. Размножение биомассы происходило в течение 24—36 часов при температуре 30°, после чего ее уплотняли выше-названными добавками, доводя содержание влаги до 33—35%. Размноженную уплотненную биомассу хранили в плотно утрамбованном виде в герметически закрытых банках.

Для определения количества клеток *L. plantarum* применяли суслово-агаровую среду (250 г/л), к которой добавляли 10% дрожжевого экстракта, 0,0025% хлористого марганца и 0,5% ацетата натрия.

Для выращивания культуры *L. acidophilum* применяли сгущенное молоко, к которой добавляли 2,5% пекарских дрожжей, гороховой муки или муки из овсяных хлопьев, а также из солодовых ростков. Кроме того добавляли 0,5% ацетата натрия, а для понижения кислотности — 0,5—1,0% мела. Чтобы вызвать интенсивный рост клеток, в среду вносили культуру *L. acidophilum* (5—6%).

Кроме того *L. acidophilum* культивировали также в сгущенном молоке, к которому добавляли 10% дрожжевого экстракта (100 г/л) и 0,5% ацетата натрия. Культивировали *L. acidophilum* при 37° и после образования сгустка хранили 12—18 часов при комнатной температуре. После этого культуру уплотняли, доводя влажность до 45—50%. Для улучшения вкусовых качеств препарата добавляли 5—10% сахара, который с целью уничтожения дрожжей и спор плесневых грибов предварительно хранили при температуре 65—70° в течение одного часа. Пробы после основательного перемешивания упаковывались в поллитровые банки, которые покрывались горячим церезином и закупоривались жестяными крышками.

Чтобы получить для животноводства препарат с высоким содержанием клеток *L. acidophilum*, приготавливали гидролизованную среду из ржаной и гороховой муки и обезжиренного молока, к которой добавляли 0,5% пекарских или кормовых дрож-

жей, 0,25% ацетата натрия и 0,5% мела. Такая среда содержала 48—50% сухого вещества. В среду вносили 6% молочной культуры *L. acidophilum*. После 48-часового выращивания культуру уплотняли гороховой или овсяной мукой или мукой из солодовых ростков.

Для определения количества клеток *L. acidophilum* брали гидролизованную панкреатином сывороточную среду и добавляли к ней 25% дрожжевого экстракта (100 г/л), 0,5% ацетата натрия и 0,0025% хлористого марганца. Приготовленную среду вместе с разбавленной пробой наливали в большую половинку чашки Петри, а в нее помещали меньшую половинку чашки. Во избежание высыхания чашки Петри хранили завернутыми в бумагу в жестяных банках.

При определении количества клеток *L. acidophilum* пользовались параллельно пробирками, в которые для облегчения подсчета колоний были вложены стеклянные палочки. Для определения титра *L. acidophilum* применялось лакмусовое молоко, к которому было добавлено 10% дрожжевого экстракта.

Для исследования были взяты штаммы *L. plantarum* S-45, S-68, S-70. Поскольку количество клеток *L. plantarum* в среде из муки и сыворотки зависит от количества гороховой муки, то изучению подвергалось влияние более высоких доз выше-названной добавки на динамику размножения при 8%-ной посевной норме. Оказалось, что в случае, когда в среде количество гороховой муки составляло 50% от количества ржаной муки, количество клеток *L. plantarum* на третий день было на 19,5% выше, чем в случае 25%-ного содержания гороховой муки. При равных количествах гороховой и ржаной муки количество клеток *L. plantarum* на третий день составляло 46%, а на пятый день было на 49,9% выше, чем в среде, в которой гороховая мука составляла 25% от количества ржаной муки.

Наряду с исследованием частного значения гороховой муки в среде исследованию подверглось и ее влияние на сохранение клеток *L. plantarum* в уплотненном препарате, причем состав исходной культуры гидролизованной среды был следующий: ржаной муки 400 г, гороховой муки 400 г, подсырной сыворотки 1600 мл, мела 12 г и культуры на пивном сусле 192 мл.

В случае уплотнения такой культуры мукой из солодовых ростков количество клеток достигало $7,7 \cdot 10^{10}$ в г.

Самое интенсивное размножение *L. plantarum* наблюдалось в случае еще большего увеличения содержания сухого вещества. В среде, состоявшей из 2000 г ржаной муки, 2000 г гороховой муки, 3500 мл обезжиренного молока, 75 г пекарских дрожжей, 3,8 г сернокислого марганца, 38 г ацетата натрия, в которую внесли после гидролизации и стерилизации 616 мл культуры *L. plantarum* на пивном сусле, количество клеток увеличивалось в течение 5 суток на $1,39 \cdot 10^{11}$ в г, причем содержание сухого

вещества в культуре составляло 51,2% (таблица 1). При уплотнении различными добавками содержание влаги в препарате понижалось до 32,1—34,4%. Наивысшее количество клеток *L. plantarum* наблюдалось при уплотнении культуры гороховой мукой, в этом случае на 5 день оно доходило до $1,38 \cdot 10^{11}$ в г (табл. 1). Наилучшая сохранность *L. plantarum* наблюдалась также в случае уплотнения гороховой мукой, а именно: по истечении 2 месяцев при температуре 8—10° количество клеток было $4,83 \cdot 10^{10}$ в г.

Таблица 1

Сохранение клеток *L. plantarum* (S-68) в уплотненной культуре

Варианты опыта	Содержание влаги (%)	Температура хранения (°C)	Количество клеток в начале опыта	Продолжительность (в месяцах)		
				1	2	3
				Количество клеток в миллиардах в 1 г		
Размноженная культура (контроль)	51,2	2—3 8—10	139	78 64	47,2 26,5	17,3 8,4
1. Размноженной культуры 1200 г, муки из солодовых ростков 800 г, мела 20 г	34,4	2—3 8—10	118	76 54,2	37,7 26,1	9,6 4,8
2. Размноженной культуры 1200 г, гороховой муки 850 г, мела 20,5 г	33,4	2—3 8—10	138	98 76	68,1 48,3	21,4 12,7
3. Размноженной культуры 1200 г, кормовых дрожжей 800 г, мела 20 г	32,6	2—3 8—10	126	81 58,4	48,2 43,3	19,1 10,8
4. Размноженной культуры 1200 г, сухого молока 850 г, мела 21 г	32,1	2—3 8—10	133	70,2 61,2	39,3 32,1	16,6 12,0

При исследовании динамики размножения *L. plantarum* в подсырной сыворотке выяснилось, что размножение бактерий было заметно интенсивнее, когда сыворотку пастеризировали при 70° в течение 30 минут. Когда к пастеризованной сыворотке добавляли 10% гидролизата хлопчатникового жмыха и хлористого марганца (0,025 г/л), то количество клеток по прошествии 48 часов при 6% посевной норме и при температуре 35° повышалось до $1,49 \cdot 10^9$ в мл; при добавлении пепсина (0,05 г/л) к вышеназванной культуре количество клеток *L. plantarum* повышалось за такой же педиод времени до $2,3 \cdot 10^9$ в мл. Когда, кроме того, проводили еще периодическую нейтрализацию каль-

цинированной содой, то количество клеток за 42 часа повышалось до $2,58 \cdot 10^9$ в мл, а за 48 часов до $2,81 \cdot 10^9$ в мл.

Применение при культивировании *L. plantarum* в производственных условиях вышеуказанных добавок и периодическая нейтрализация повышали выход биомассы *L. plantarum* на тонну среды до 12—14 кг. Биомасса сохранялась сравнительно хорошо при 0°, когда количество клеток по истечении 4 недель было $8,49 \cdot 10^{10}$ в г, однако при 16—20° за то же время количество клеток достигло только $3,02 \cdot 10^{10}$ в г.

Для улучшения сохранения клеток *L. plantarum* биомассу уплотняли вышеуказанными добавками, причем оказалось, что клетки сохраняются лучше, когда содержание влаги ниже 40%. Лучше всего клетки *L. plantarum* сохранялись в случае уплотнения мукой из лушеного гороха, когда по истечении 2 месяцев при хранении в герметической таре при температуре 8—10° их количество достигало $7,84 \cdot 10^{10}$ в г (табл. 2). В неуплотненном (контрольном) варианте количество клеток *L. plantarum* по прошествии такого же времени составляло $2,13 \cdot 10^{10}$ в г.

Таблица 2
Сохранение клеток *L. plantarum* (S-70) в уплотненной биомассе

Варианты опыта	Содержание влаги (%)	Температура хранения (°C)	Количество клеток в начале опыта (в миллиардах в 1 г)	Продолжительность (в месяцах)		
				1	2	4
1. Биомассы 1200 г, муки из солодовых ростков 1400 г, мела 26 г	41,1	2—3 8—10	325	141 91	50,5 47,1	37,6 20,1
2. Биомассы 1200 г, гороховой муки 1500 г, мела 27 г	40,1	2—3 8—10	454	228 172	97,2 78,4	54,1 39,4
3. Биомассы 1200 г, кормовых дрожжей 1500 г, мела 27 г	38,1	2—3 8—10	334	216 142	93,2 56,3	48,4 32,8
4. Биомассы 1200 г, сухого молока 1600 г, мела 28 г	37,0	2—3 8—10	328	221 131	90,2 49,1	30,4 23,6
5. Биомассы 1200 г, муки из овсяных хлопьев 1500 г, мела 27 г	40,7	2—3 8—10	422	214 196	91,7 74,1	48,2 27,8
6. Биомассы 1200 г, муки из солодовых ростков 700 г, гороховой муки 800 г, мела 27 г	40,4	2—3 8—10	368	137 98	88,0 65,3	49,2 36,4
7. Биомасса без добавок (контроль)	80,0	2—3 8—10	332	121 82	36,4 21,3	7,4 5,2

Так как уплотнение биомассы понижало ее стоимость только на 40%, то были проведены опыты по применению биомассы *L. plantarum* в виде посевного материала на среде с высоким содержанием сухого вещества. Состав среды был следующим: ржаной муки 3000 г, гороховой муки 3000 г, обезжиренного молока 6000 мл, пекарских дрожжей 120 г, мела 100 г, сернокислого марганца 3 г, ацетата натрия 30 г. Перед посадкой к среде добавляли еще 5 г пепсина. Биомассу вносили в среду в количестве 10 весовых процентов. Таким способом в полученном препарате (при высокой посевной норме) количество клеток по истечении 24 часов было $4,12 \cdot 10^{11}$ в г (табл. 3).

Таблица 3

Сохранение клеток *L. plantarum* (S-70) в уплотненной размноженной биомассе

Варианты опыта	Содержание влаги (%)	Температура хранения (°C)	Количество клеток в начале опыта (в миллиардах в 1 г)	Продолжительность (в месяцах)		
				1	2	3
Размноженной биомасса 2000 г (контроль)	53,3	2—3 8—10	412	164 128	87 76,4	41,3 30,6
1. Размноженной биомассы 2000 г, муки из солодовых ростков 1200 г, мела 32 г	36,0	2—3 8—10	384	185 148	87,5 68,2	23,8 18,7
2. Размноженной биомассы 2000 г, гороховой муки 1400 г, мела 34 г	34,7	2—3 8—10	468	268 189	129 107	51,3 37,2
3. Размноженной биомассы 2000 г, кормовых дрожжей 1400 г, мела 34 г	34,3	2—3 8—10	344	247 192	103 81,5	39,3 32,9
4. Размноженной биомассы 2000 г, сухого молока 1300 г, мела 38 г	34,2	2—3 8—10	387	228 192	107 96,6	37,2 24,6
5. Размноженной биомассы 2000 г, муки из овсяных хлопьев 1400 г, мела 34 г	34,8	2—3 8—10	428	236 176	109 91,3	39,3 36,2

В случае уплотнения размноженной биомассы мукой из лущеного гороха количество клеток *L. plantarum* было больше, чем в других вариантах, т. е. $1,07 \cdot 10^{11}$ в г, при хранении в герметической таре в продолжение двух месяцев при температуре 8—10°.

Навыки, полученные при выращивании культуры *L. plantarum*, были нами использованы также при выращивании уплотненной культуры *L. acidophilum* (3с и 7с).

Таблица 4

Сохранение клеток *L. acidophilum* (7с) при уплотнении культуры на сгущенном молоке сухим цельным молоком

Варианты опыта	Содержание сухого вещества (%)	Температура хранения (°С)	Продолжительность (в днях)				
			2—4	7	14	21	28
			Количество клеток (в миллиардах в 1 г)				
Состав культуры: цельного молока 3000 мл, сухого цельного молока 750 г, ацетата натрия 8,4 г, мела 15 г, культу- ры на молоке 200 мл							
1. Культуры 1000 г, сахара 75 г	28,6	2—4 18—22	16,8	34,7 8,0	3,0 4,1	4,28 2,62	2,96 0,91
2. Культуры 1000 г, сухого цельного молока 400 г, сахара 105 г	50,8	2—4 18—22	23,2	18,2 16,1	13,1 10,1	8,82 4,43	6,33 1,02
3. Культуры 1000 г, сухого цельного молока 600 г, сахара 120 г	56,3	2—4 18—22	22,1	19,4 17,2	15,6 12,2	11,41 6,82	7,02 1,28

Количество клеток *L. acidophilum* в молочной среде с высоким содержанием сухого вещества повышалось в течение двух суток до $1,68 \cdot 10^{10}$ в г (табл. 4). При уплотнении сухим цельным молоком количество клеток повышалось до $2,32 \cdot 10^{10}$ в г и сохранялось как при 2—4°, так и при 18—22° заметно лучше, чем в неуплотненном контрольном варианте, причем вкус и запахи уплотненной культуры оказались хорошими.

При культивировании *L. acidophilum* в мучной среде с высоким содержанием сухого вещества и с добавлением ацетата натрия количество клеток по истечении двух суток повышалось до $2,26 \cdot 10^{10}$ в г (табл. 5).

При уплотнении гороховой и овсяной мукой (3:2) количество клеток по прошествии двух суток было $2,73—2,92 \cdot 10^{10}$ в г.

Сохранность клеток *L. acidophilum* в случае уплотнения гороховой мукой и при хранении в герметической таре как при температуре 2—4°, так и при 18—22° лучше, чем при уплотнении овсяной мукой (по истечении 30 суток насчитывалось еще $1,24—3,51 \cdot 10^9$ клеток в 1 г). Меньше всего клеток *L. acidophilum* сохранилось при уплотнении культуры мукой из солодовых рост-

Таблица 5

Сохранение клеток *L. acidophilum* (7с) при уплотнении культуры и хранении при температурах 2—4° и 18—22° в герметической таре

Варианты опыта	Температура хранения (°C)	Время (в днях)			
		2/4	10	20	30
		Количество клеток (в миллиардах в 1 г)			
Состав среды: ржаной муки 2000 г, гороховой муки 2000 г, обезжиренного молока 4000 мл, пекарских дрожжей 20 г, ацетата натрия 20 г, мела 40 г, культуры на молоке 488 мл					
1. Культуры 2000 г (контроль)	2—4 18—22	22,6	16,7 11,4	7,5 4,82	2,00 0,56
2. Культуры 1200 г, гороховой муки 800 г, мела 20 г	2—4 18—22	27,3	18,9 14,7	8,82 5,21	3,51 1,24
3. Культуры 1200 г, муки из овсяных хлопьев 800 г, мела 20 г	2—4 18—22	25,2	17,4 12,8	7,45 4,84	2,33 0,98
4. Культуры 1200 г, муки из солодовых ростков 800 г, мела 20 г	2—4 18—22	22,2	13,4 9,2	5,91 3,21	2,61 0,84
5. Культуры 1200 г, гороховой муки 400 г, муки из солодовых ростков 400 г, мела 20 г	2—4 18—22	26,4	16,2 13,3	6,58 4,98	2,96 0,96

ков. В случае добавления к муке из солодовых ростков равного количества гороховой муки количество клеток *L. acidophilum* достигало $2,64 \cdot 10^{10}$ в г, но падение количества клеток было более резкое по сравнению с теми вариантами, где уплотнение производилось гороховой или овсяной мукой.

Выводы

1. Размножение клеток *L. plantarum* и *L. acidophilum* в среде, приготовленной из молока, ржаной и гороховой муки, или в молочной среде с высоким содержанием сухого вещества происходит заметно интенсивнее, чем в средах, применявшихся до настоящего времени.

2. В гидролизованной среде из ржаной и гороховой муки и сыворотки или в молочной среде размножение *L. plantarum* и *L. acidophilum* активизируется еще в том случае, когда гороховая мука (а также мука из солодовых ростков) взяты в равных количествах с ржаной мукой.

3. В средах с высоким содержанием сухого вещества размножение клеток *L. plantarum* активизируется при добавлении пекарских дрожжей, солей марганца и ацетатов. На размножение *L. acidophilum* в случае использования сред из сгущенного молока оказывает стимулирующее действие добавление дрожжей и ацетата.

4. При уплотнении культур *L. plantarum* и *L. acidophilum* гороховой мукой, мукой из солодовых ростков, мукой из овсяных хлопьев и овсяной мукой, а также с добавлением кормовых дрожжей и сухого молока при доведении содержания сухого вещества до 65% клетки сохраняются лучше, чем без уплотнения.

5. Размножение *L. plantarum* в подсырной сыворотке усиливается путем добавления кислотного гидролизата из хлопчатникового жмыха и солодовых ростков в количестве 10%, солей марганца (25 г/т) и пепсина (50 г/т) и путем периодической нейтрализации кальцинированной содой, в результате чего повышается выход биомассы на 12—14 кг.

6. При уплотнении биомассы и в случае использования ее в качестве посевного материала с последующим уплотнением клетки *L. plantarum* сохранялись заметно лучше, чем в неуплотненной биомассе.

7. На основе полученных результатов выработаны и внедрены в производство культуры, биомассы и закваски *L. plantarum*. Производственная технология препаратов с *L. acidophilum* находится в стадии внедрения.

ЛИТЕРАТУРА

- Бучнев К. Н. Пропись горохово-гидролизных питательных сред по Бучневу К. Н. Рот. МСХ СССР 20/1 1950 г., 1960.
- Иерусалимский Н. Д. Азотное и витаминное питание микробов. М., 1949.
- Макарова М. М. Новая технология приготовления бактериальной закваски для силосования. Бюллетень научно-технической информации по с.-х. микробиологии. № 1, 26—27, 1956.
- Процин С. И. и Дах Б. М. Влияние температуры на действие зерновых амилаз. Биохимия зерна, сб. 1, 125—144, 1951.
- Покровская Е. А. Растительный ацидофилин как кормовое и диетическое средство воспитания молодняка сельскохозяйственных животных. Тр. XXIX пленума вет. секции ВАСХНИЛ. Сельхозгиз, 1950.
- Collins E. B., Nelson F. E., Parmelee C. E. Acetate and oleate requirements of the lactic group of streptococci. J. Bact., 59, № 1, 1950.

- Krueger K. K. and Peterson W. H. The Nutritional Requirements of *Lactobacillus pentosus* 124—2. J. Bact., 55, No 5, 683—692, 1948.
- MacLeod R. A., Snell E. E. Some mineral requirements of the lactic acid bacteria. J. Biol. Chem., v. 170, No 1, 1947.
- Orla-Jensen S., Otte N. S., Snog-Kjaer A. Der Vitaminbedarf der Milchsäurebakterien. Ztbl. II, Bd. 94, 434, 1936.
- Orla-Jensen S. Über das Vergärungsvermögen der Milchsäurebakterien. Danske Videnskabernes Selskab. Biologiske skrifter, Bd. II, No 3, 1943.
- Ruschmann G. und Koch R., Untersuchungen über den Nachweis und die Verbreitung der Milchsäurebakterien auf den zur Einsäuerung gelangenden Grünfütterpflanzen. Ztbl. Bact. II, Bd. 80, No 1, 1930.
- Zahharova T., Atsidofiilbaktermassi tootmine. Tallinn, 1959.

III. ФОТОСИНТЕЗ

О БИОСИНТЕЗЕ ХЛОРОФИЛЛА У ВЫСШИХ РАСТЕНИЙ

С. И. Лебедев и Л. Г. Литвиненко

Украинская сельхозакадемия

В постановлении ЦК КПСС и Совета Министров СССР «О мерах по дальнейшему развитию биологической науки и укреплению ее связи с практикой» указывается, что изучение фотосинтеза является одной из основных проблем биологической науки. В проблеме фотосинтеза вопрос о хлорофилле и его биосинтезе занимает центральное место, так как по существу «что бы ни производил сельский житель или лесовод, — он прежде всего производит хлорофилл и уже через посредство хлорофилла получает зерно, волокно, древесину и т. д.» (К. А. Тимирязев. Соч., 1937).

Вопрос о ближайшем предшественнике хлорофилла — протохлорофилле — принадлежит к числу наиболее дискуссионных вопросов. Его история начинается со времен К. А. Тимирязева, Н. А. Монтеверде и В. Н. Любименко. Еще сравнительно недавно заключительный этап формирования молекулы хлорофилла представляли как фотохимическое гидрирование двойной связи VII—VIII Mg-винил-феопорфирина — A₅-метилфитилового эфира (протохлорофилла). Однако новейшие исследования в этом направлении (Власенок, Шлык, 1963; Годнев, Шлык, Ляхнович, 1957; Годнев, 1959; Годнев, Акулович, Ротфарб, 1963; Судына, 1961; Шлык, Станишевская, 1962) показали ошибочность такого представления. В старое понятие «протохлорофилл» было вложено новое содержание.

В настоящее время общепризнано (Воробьева, Быстрова, Красновский, 1963; Годнев, Акулович и Ротфарб, 1963; Годнев, Акулович, Ходасевич, 1963; Граник, 1962; Шлык, 1963), что в отличие от зеленого пигмента внутренних оболочек тыквенных семян *Cucurbita pepo* L. протохлорофилл этиолированных и зеленых растений представляет собой смесь двух соединений: Mg-вивил-феопорфирина-A₅-монометилового эфира, названного протохлорофиллидом, и Mg-винил-феопорфирина-A₅-метилфитилового эфира, т. е. собственно протохлорофилла в прежнем

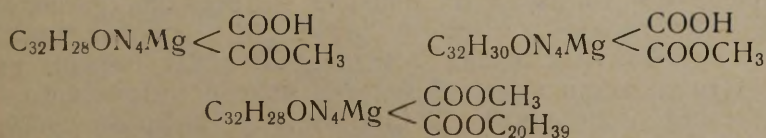
понимании. Эти соединения называют еще «бесфитольной» и «фитольной» или «кислой» и «нейтральной» формами протохлорофилла. В количественном отношении бесфитольная форма протохлорофилла в этиолированных растениях преобладает по сравнению с протохлорофиллом, содержащим фитол. Новейшие данные позволяют считать именно протохлорофиллид главным предшественником хлорофилла в растениях. В настоящее время (Воробьева, Быстрова, Красновский, 1963; Лебедев, 1961; Судьина, Довбиш, 1962; Шлык, Станишевская, 1962; Шлык, 1963) схема конечного этапа биосинтеза хлорофилла представляется таким образом:

Протохлорофиллид \rightarrow хлорофиллид *a* \rightarrow хлорофилл *a* \rightarrow хлорофилл *b*. При освещении растений происходит присоединение водорода по месту двойной связи VII—VIII Mg-винил-феопорфина-А₅-монометилового эфира с образованием хлорофиллида *a*. В дальнейшем в ходе биосинтеза под действием хлорофиллазы в темноте хлорофиллид этерифицируется фитолом, в результате чего образуется хлорофилл *a*. Хлорофилл *b* образуется впоследствии из хлорофилла *a*.

Исследования, проведенные на кафедре физиологии растений Одесского госуниверситета (Лебедев, 1958), показали, что у этиолированных проростков пшеницы и ячменя при освещении их в течение 1, 5, 10, 20, 30 и 40 минут обнаруживается зеленый пигмент хлорофиллид с характерными для него максимумами поглощения. При этом наибольшее его содержание отмечается при первых минутах освещения (1, 5, 10 мин), после чего следует уменьшение его количества. Однако при 40-минутной экспозиции содержание хлорофиллида возрастает вновь. Это свидетельствует о том, что условия, благоприятствующие накоплению хлорофиллида в ходе его превращения в хлорофилл, меняются. Полученные экспериментальные данные подтверждают положение о том, что непосредственным предшественником хлорофилла является хлорофиллид.

Однако наряду с этим путем биосинтеза хлорофилла для этиолированных растений не исключен и другой путь (Годнев, Акулович, Ротфарб, 1963; Годнев, Акулович, Ходасевич, 1963): протохлорофиллид \rightarrow протохлорофилл \rightarrow хлорофилл *a*, т. е. вначале происходит этерификация протохлорофиллида фитолом, а затем уже реакция гидрирования.

Таким образом, предшественниками хлорофилла следует признать следующие соединения (Годнев и др., 1963; Лебедев, 1961):



За последние годы в литературе накопился довольно большой материал, свидетельствующий о специфическом действии красного и ближнего инфракрасного участков спектра на ряд фотобиологических реакций растений (Butler, Downs, 1960; Borthwick, Hendricks, Parker, 1956; Evenary, 1956; Hendricks, Toole, Toole, Borthwick, 1959; Klein, Withrou, Withrou, Elstad, 1957; Mohr, 1961; Withrou, Klein, Elstad, 1957). За рубежом это действие связывают с наличием в растениях особого, ранее незамеченного пигмента — фитохрома. Между тем, вопрос о влиянии красного и ближнего инфракрасного участков спектра на биосинтез основного пигмента растений — хлорофилла — мало исследован. Имеющиеся экспериментальные данные зарубежных ученых (Klein, Withrou, Elstad, Price, 1957; Withrou, Klein, Elstad, 1957; Withrou, Klein, Price, Elstad, 1953) свидетельствуют о том, что дальний красный свет (700 $m\mu$) подавляет биосинтез хлорофилла, который при 765 $m\mu$ вовсе не образуется. Что же касается предшественников хлорофилла, то было обнаружено, что ближний инфракрасный свет способствует биосинтезу протохлорофилла. Однако в данном случае неясно, о каком протохлорофилле идет речь, так как для идентификации пигментов одного спектрофотометрирования недостаточно. Исследование Витрова с сотрудниками является единственным известным нам по биосинтезу пигментов в условиях строгого монохроматического света низкой интенсивности лучистой энергии.

Мы поставили перед собой задачу исследовать биосинтез хлорофилла в свете современных представлений о его предшественниках в условиях красного и ближнего инфракрасного света с низкой интенсивностью лучистой энергии.

Опыты проводились с этиолированными 6—8-дневными проростками кукурузы, выращенными в полной темноте при температуре 25—27°. Для освещения растений монохроматическим светом в темной комнате была смонтирована специальная осветительная установка. Источником света служила проекционная лампа мощностью 500 вт, свет от которой проходил через систему линз и интерференционный светофильтр с максимумом пропускания в красной области (660 $m\mu$). Для получения ближнего инфракрасного света применялся интерференционный светофильтр с максимумом пропускания в области 770 $m\mu$.

Перед интерференционным светофильтром помещали водный раствор железо-аммонийного сульфата для поглощения дальней инфракрасной радиации. Луч света, проходя через интерференционный светофильтр, попадал на зеркало, расположенное в осветительной камере под углом 26° к боковой поверхности и, отражаясь, освещал помещаемые внизу камеры растения. Интенсивность лучистой энергии монохроматического красного света составляла 40 $\mu\text{вт}/\text{см}^2$, а инфракрасного —

33 мвт/см². Освещение растений красным светом проводили в течение 1, 5, 15, 20, 25, 30, 40, 50 и 60 минут. Для инфракрасного света экспозиция была соответственно подобрана из расчета необходимости получения эквивалентного количества энергии при освещении растений светом различных длин волн.

Все операции с этиолированными растениями проводили при слабом зеленом свете, который, согласно нашим определениям, явился вполне «безопасным» с точки зрения биосинтеза хлорофилла и его предшественников.

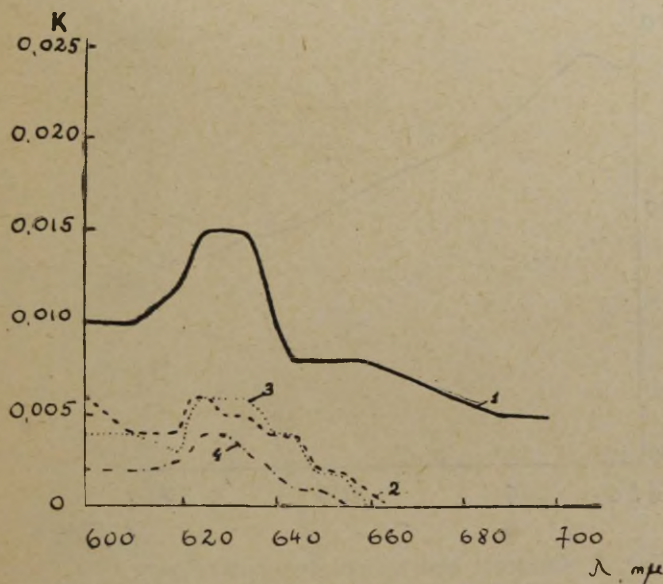


Рис. 1. Спектры поглощения пигментов стартового пятна хроматограмм этиолированных проростков кукурузы.

1 — без освещения; 2 — после освещения красным светом в течение 1 мин; 3 — после освещения 5 мин.; 4 — после освещения 15 мин.

Для того, чтобы судить о том, какие зеленые пигменты образуются в этиолированных проростках до и после освещения, мы идентифицировали пигменты с помощью хроматографии на бумаге с последующим измерением их спектров поглощения на спектрофотометре СФ-4.

Для хроматографического разделения пигментов использовали смесь растворителей следующего состава: ацетон, петролейный эфир, бензин в соотношении 7:5:17.

В ряде опытов мы получали гомогенаты, приготовленные на буфере, употребляемом Батлером и его сотрудниками (1960).

Для получения гомогената проростки растирали в ступке с небольшим количеством буфера, охлажденного до 0° . Кашицу отжимали через ткань и центрифугировали 10 минут при 8000 g. Вся операция приготовления гомогената занимала не более 15 минут. Полученный опалесцирующий зеленовато-желтый раствор немедленно спектрофотометрировали в области 600—700 $m\mu$. Промеры в среднем производились через 5 $m\mu$, а в области максимумов — через каждые 1—3 $m\mu$.

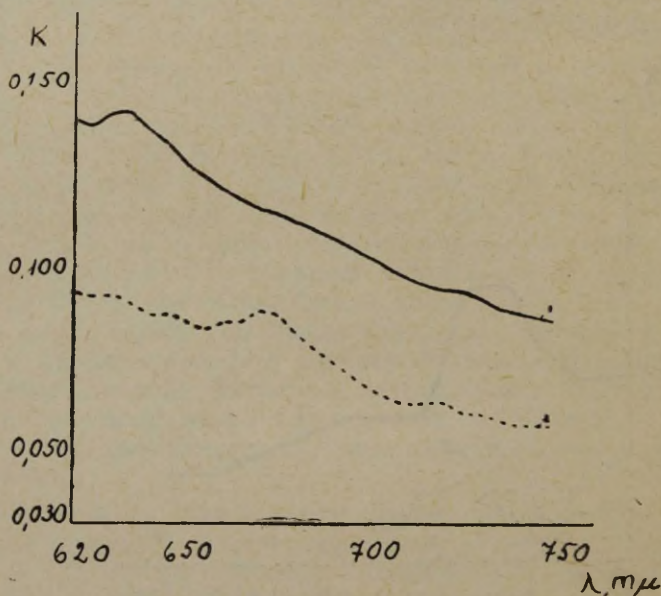


Рис. 2. Спектры поглощения гомогената этиолированных проростков кукурузы.
1 — без освещения; 2 — после освещения красным светом в течение 15 мин.

Изучение пигментов этиолированных проростков кукурузы показало, что зеленые предшественники хлорофилла сконцентрированы на хроматограмме в стартовом пятне. Обнаружить протохлорофилл отдельной полосой не удалось. Расположение зеленого пигмента на хроматограмме и определение его спектра поглощения в области 600—700 $m\mu$ (рис. 1) свидетельствует о том, что этот пигмент является бесфитольным предшественником хлорофилла — протохлорофиллидом.

При освещении этиолированных проростков красным светом уже в течение первых минут удастся обнаружить в стартовом пятне наряду с протохлорофиллидом заметное количество хлорофиллида. На рис. 2 и 3 приведены спектры поглощения гомогената и ацетоновой вытяжки пигментов из этиолированных проростков кукурузы до и после 15-минутного освещения крас-

ным светом. Сравнивая эти графики с графиком рис. 1, мы приходим к выводу, что обнаруживаемый в гомогенате максимум при 630—635 $m\mu$, а в ацетоновой общей вытяжке — при 625 $m\mu$ принадлежат протохлорофиллиду и, соответственно, максимум при 670 $m\mu$ и 665 $m\mu$ — хлорофиллиду.

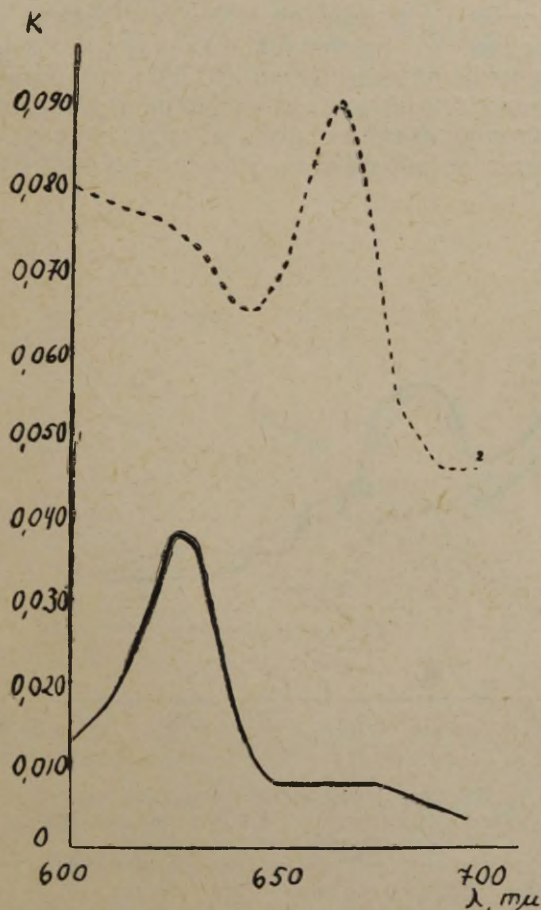


Рис. 3. Спектры поглощения ацетоновой вытяжки пигментов этиолированных проростков кукурузы. 1 — без освещения; 2 — после освещения красным светом в течение 15 мин.

Хроматографическое разделение пигментов на бумаге свидетельствует о том, что при 15-минутном освещении красным светом низкой интенсивности лучистой энергии хлорофилл еще не образуется. Этерификация хлорофиллида фитолом вследст-

вие хлорофиллазной реакции с образованием хлорофилла *a* наблюдается начиная с 20-минутного освещения красным светом, когда на хроматограмме под ксантофиллами удается обнаружить сине-зеленую полоску. При 30-минутной экспозиции на хроматограмме отчетливо видна полоса, принадлежащая хлорофиллу *a*. При этом в стартовом пятне удается обнаружить небольшое количество протохлорофиллида и хлорофиллида. Увеличение времени освещения до 40, 50 и 60 минут приводит к интенсификации биосинтеза хлорофилла *a*. Предшественники хлорофилла обнаруживаются лишь в виде следов. Хлорофилл *b* в этих условиях не образуется. Это согласуется с существую-

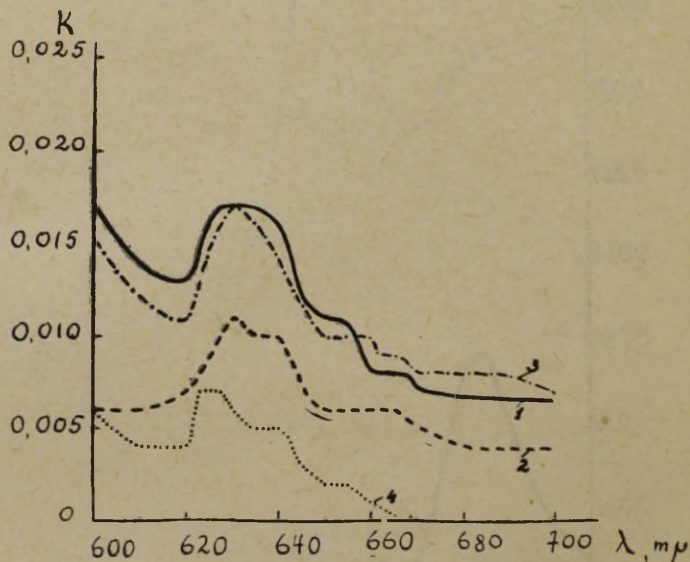


Рис. 4. Спектры поглощения пигментов стартового пятна хроматограмм этиолированных проростков кукурузы.

1 — без освещения; 2 — после освещения инфракрасным светом в течение 1 мин. 12 сек.; 3 — после освещения 3 мин. 36 сек.; 4 — после освещения 6 мин.

щими экспериментальными данными (Рабинович, 1959; Madsen, 1962; Шлык, 1963) о замедленном образовании хлорофилла *a* в этиолированных растениях на свету.

При освещении этиолированных проростков инфракрасным светом в спектре поглощения стартового пятна хроматограммы обнаруживается лишь один бесфитольный предшественник хлорофилла — протохлорофиллид (рис. 4 и 5). Хлорофиллид и хлорофилл *a* при действии инфракрасного света не образуются. Результаты опытов свидетельствуют о тормозящем влиянии

ближней инфракрасной радиации на биосинтез хлорофилла и, в первую очередь, на реакцию восстановления протохлорофиллида в хлорофиллид.

Резюмируя полученные данные, мы приходим к заключению, что образование хлорофилла в этиолированных проростках кукурузы при освещении их монохроматическим красным светом низкой интенсивности лучистой энергии проходит в соответствии с принятой в последнее время схемой конечного этапа биосин-

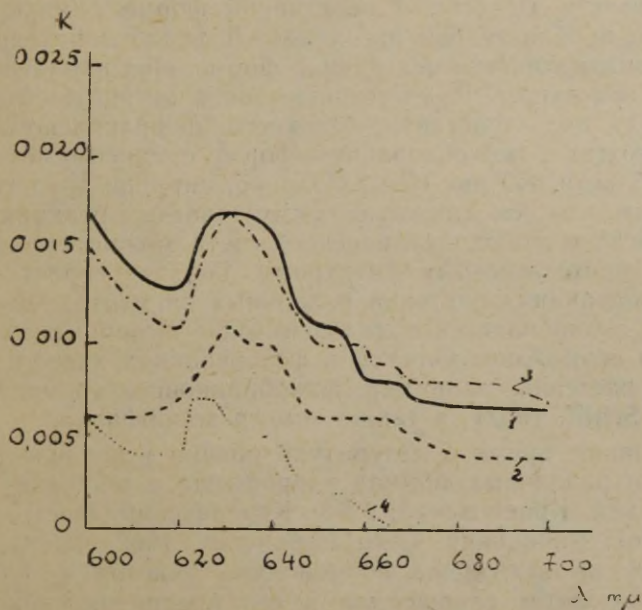


Рис. 5. Спектры поглощения пигментов стартового пятна хроматограмм этиолированных проростков кукурузы.

1 — без освещения; 2 — после освещения инфракрасным светом в течение 18 мин.; 3 — после освещения 24 мин.; 4 — после освещения 36 мин.

теза хлорофилла: протохлорофиллид \rightarrow хлорофиллид $a \rightarrow$ хлорофилл a . Восстановление протохлорофиллида в хлорофиллид в условиях красного монохроматического света происходит при сравнительно небольшом количестве лучистой энергии.

Красный и ближний инфракрасный свет выступают антагонистами по своему действию на биосинтез хлорофилла. В то время, как в условиях освещения красным светом процесс биосинтеза хлорофилла протекает нормально, инфракрасная радиация ингибирует реакцию гидрирования протохлорофиллида.

Таким образом, действие красной и ближней инфракрасной радиации на биосинтез хлорофилла сходно с ее влиянием на

многие морфогенетические и физиологические процессы растений.

Согласно представлению некоторых зарубежных ученых (Butler a. Downs, 1960; Butler a. al., 1959) специфическое влияние красного и ближнего инфракрасного участков спектра обусловлено наличием в растениях особого фитохрома. По Батлеру с сотрудниками, фитохром может находиться в двух формах: в энзиматически активной форме с максимумом поглощения в области 735 $m\mu$ (P_{735}) и в неактивной форме с максимумом поглощения в области 660 $m\mu$ (P_{660}). В темноте фитохром находится в энзиматически неактивной форме. Под влиянием красного света фитохром- P_{660} превращается в активную форму — P_{735} , которая под действием ближнего инфракрасного света вновь переходит в первоначальную форму с максимумом поглощения в области 660 $m\mu$ (P_{660}). Однако, априори трудно согласиться с тем, что всю сложную гамму ответных реакций растений на действие монохроматического света можно свести лишь к одному гипотетическому фитохрому. Гораздо вероятнее участие в фотореакциях растений различных пигментов. Это предположение подкрепляется появляющимися экспериментальными данными о возможном участии в фотореакциях известных уже пигментов растений, например, фикобилинового хромопротеина (Lazoroff, Schiff, 1962), а также самого хлорофилла.

В настоящее время в литературе прочно утвердилось представление о различных формах хлорофилла в растении (Карпетян, Литвин, Красновский, 1963; Красновский, Быстрова, Сорокина, 1961; Рабинович, 1959; Рабинович, 1962; Френч, 1962). Совершенно не исключена возможность участия в фотореакциях разных форм хлорофилла и его предшественников, тем более, если учесть накопившийся в литературе материал о нефотосинтетической роли хлорофилла в растении (Радченко, Яковлева, 1961; Highkin, Frenkel, 1962). В пользу такого предположения говорят имеющиеся в литературе данные о сдвиге красного максимума поглощения хлорофилла и хлорофиллида в длинноволновую область (730—740 $m\mu$) при агрегации молекул этих пигментов (Рабинович, 1959; Теренин, 1962; Джейкобс, 1963; Воробьева и др., 1963). А. А. Красновский с сотрудниками (1962), изучая низкотемпературную флуоресценцию листьев растений, обнаружили существование нескольких длинноволновых (агрегированных) форм хлорофилла *in vivo*. Опыты Е. А. Акуловой (1962) свидетельствуют о смещении к концу дня главного максимума поглощения хлорофилла в длинноволновую часть спектра.

В наших опытах нам не удалось обнаружить максимума поглощения в области 735 $m\mu$ при освещении красным светом как этиолированных, так и зеленых проростков кукурузы (рис. 2

и 6) с последующим приготовлением из них гомогенатов и спектрофотометрированием на СФ-4.

Мы полагаем, что в фотобиологических реакциях растений принимает участие не один особый пигмент, а целая система

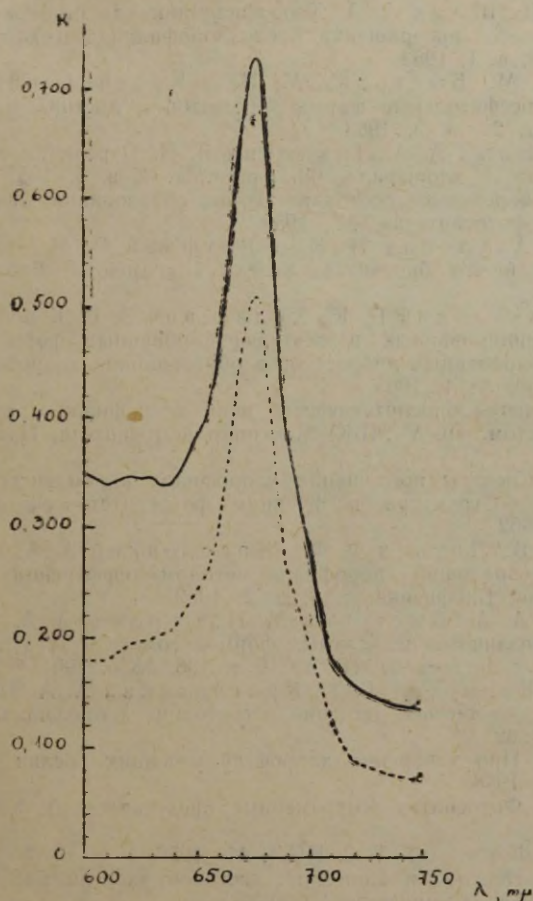


Рис. 6. Спектры поглощения гомогената зеленых проростков кукурузы.

1 — без освещения; 2 — после освещения красным светом в течение 15 мин.

пигментов, включая, возможно, хлорофилл и его предшественников.

Дальнейшие исследования биосинтеза хлорофилла и его предшественников при разных условиях произрастания и состояния растительного организма позволят выяснить роль их в нефотосинтетических процессах растения.

ЛИТЕРАТУРА

- Акулова Е. Е. О смещении максимума главной полосы поглощения хлорофилла в длинноволновую часть спектра. ДАН СССР, т. 144, № 5, 1962.
- Власенок Л. И., Шлык А. А. Хлорофиллидин как промежуточный продукт в процессе превращения протохлорофиллида в хлорофилл. Биохимия, т. 28, в. 1, 1963.
- Воробьева Л. М., Быстрова М. И. и Красновский А. А. Фитольные и бесфитольные формы пигментов в листьях и гомогенатах. Биохимия, т. 28, в. 3, 1963.
- Годнев Т. Н., Шлык А. А. Ляхнович Я. П. О реакции перехода протохлорофилла в хлорофилл. Физ. раст., т. 4, в. 5, 1957.
- Годнев Т. Н. Современное состояние теории образования хлорофилла. Сб. «Проблемы фотосинтеза», М., 1959.
- Годнев Т. Н., Акулович Н. К. и Ротфарб Р. М. Полный синтез хлорофилла и его биосинтез. Успехи современной биологии, т. 55, в. 2, 1963.
- Годнев Т. Н., Акулович Н. К., Ходасевич Э. В. К вопросу об участии этерифицированных и неэтерифицированных форм протохлорофилла этиолированных проростков в образовании хлорофилла *a*. ДАН СССР, т. 150, № 4, 1963.
- Граник С. Пигменты биосинтетической цепи хлорофилла и их взаимодействие со светом. Тр. V МБК. Механизм фотосинтеза, Изд. АН СССР, М., 1962.
- Джейкобс Е. Спектры поглощения хлорофилла в конденсированных системах. Сб. «Структура и функция фотосинтетического аппарата», ИИЛ, М., 1962.
- Карапетья Н. В., Литвин Ф. Ф., Красницкий А. А. Исследование световых превращений хлорофилла методом дифференциальной спектрофотометрии. Биофизика, т. 8, в. 2, 1963.
- Красновский А. А., Быстрова М. И., Сорокина А. Д. Фракционирование различных пигментных форм в гомогенатах этиолированных и освещенных листьев. ДАН СССР, т. 136, № 5, 1961.
- Литвин Ф. Ф., Рихирева Г. Т., Красновский А. А. Низкотемпературные спектры листьев растений и состояние хлорофилла. Биофизика, т. 7, в. 5, 1962.
- Лебедев С. И. Про утворення хлорофілу у вищих рослин. Вісник с. г. науки, № 8, 1958.
- Лебедев С. И. Фотосинтез (современные представления). УАСХН, Киев, 1961.
- Рабинович Е. Фотосинтез. Т. 3, ИИЛ, М., 1959.
- Рабинович Е. Перенос и запасание световой энергии при фотосинтезе. Труды V МБК. Симпозиум VI, 1962.
- Радченко С. И., Яковлева Н. Д. О нефотосинтетической роли хлорофилла в растении. Бот. ж., т. 46, 1961.
- Суды́на О. Г. До питання про безпосередній попередник хлорофілу. Укр. бот. журн., т. 18, 1961.
- Суды́на О. Г., Довбиш К. П. Вплив умов освітлення на перетворення зелених пігментів. Укр. бот. журн., т. 19, 1962.
- Теренин А. Н., Пуцейко Е. К. Внутренний фотоэлектрический эффект в агрегированном хлорофилле, метилхлорофиллиде и пигментах хлоропластов. Труды V МБК, Симпозиум VI, 1962.
- Френч К. С. Различные формы хлорофилла *a* в растениях. Сб. «Структура и функция фотосинтетического аппарата», ИИЛ, М., 1962.
- Шлык А. А. и Станишевская Е. М. Биосинтез фитола в темноте у зеленых растений ячменя. Биохимия, т. 27, в. 6, 1962.
- Шлык А. А., Станишевская Е. М. Темновой биосинтез хлорофилла в зеленом растении. ДАН СССР, т. 144, № 1, 1962.

- Шлык А. А. Исследование метаболизма хлорофилла в зеленом растении. Автореферат доктор. дисс., АН СССР, М., 1963.
- Butler W. L. a. Downs R. J. Light and Plant Development. Scientific American, New York, v. 203, No 6, 1960.
- Butler W. L., Norris K. H., Siegelman a. Hendricks S. B. Detection, Assay and Preliminary Purification of the Pigment Controlling Photoresponsive Development of Plants. Pros. of the Nat. Acad. of Sciences, v. 45, No 12, 1959.
- Borthwick H. A., Hendricks S. B. a. Parker M. B. Photoperiodism. Radiation biology, v. 3, 1956.
- Evenary M. Seed Germination. Radiation biology, v. 3, 1956.
- Hendricks S. B., Toole E. H., Toole V. K. a. Borthwick H. A. Photocontrol of plant development by the simultaneous excitations of two interconvertible pigments. III. Control of seed germination and axis elongation. The Bot. Gazette, v. 121, No 1, 1959.
- Hignkin H. R., Frenkel A. W. Studies of growth metabolism of a barley mutant lacking chlorophyll *b*. Plant Physiol., v. 37, No 6, 1962.
- Klein W. H., Withrow R. W., Withrow A. P., Elstad V. The Course of Far-Red Inactivation of Photomorphogenesis. Science, v. 125, No 3258, 1957.
- Klein W. H., Withrow R. W., Elstad V., a. Price L. Photocontrol of growth and pigment synthesis in the bean seedling as related to irradiance and wavelength. Amer. Jour. Bot., v. 44, 1957.
- Lazoroff N., Schiff G. Action spectrum for development photo-induction of the blue-green alga *Nostoc muscorum*. Science, v. 137, No 3530, 1962.
- Madsen A. Protochlorophyll/chlorophyll conversion and regeneration protochlorophyll in etiolated leaves. Physiol. plantarum, 15, No 4, 1962.
- Mohr H. Non-photosynthetic control of growth and morphogenesis of seedlings by visible radiation. Effects of ionizing radiations on seeds. International Atomic Energy, Vienna, 1961.
- Withrow R. W., Klein W. H. a. Elstad V. Action Spectra of Photomorphogenic induction and its photoinactivation. Plant Physiology, v. 32, No 5, 1957.
- Withrow R. W., Klein W. H., Price L., a. Elstad V. Influence of Visible and Near Infrared Radiation Energy on Organ Development and Pigment Synthesis in Bean and Corn. Plant Physiol., v. 28, No 1, 1953.
- Wolff J. B., Price L. Terminal steps of chlorophyll biosynthesis in higher plants. Arch. Biochem. and Biophys., v. 72, No 2, 1957.

ВЛИЯНИЕ ВНЕКОРНЕВОЙ И КОРНЕВОЙ ПОДКОРМКИ АЗОТОМ НА СОДЕРЖАНИЕ ПИГМЕНТОВ В ЛИСТЬЯХ РАСТЕНИЙ

О. А. Гречухина, Ю. Г. Безшукая, Г. Ж. Валиханова

Ленинградский госуниверситет им. А. А. Жданова

Изучая в течение ряда лет усвоение азота через листья, мы обратили внимание на то, что выбранные нами для опытов растения не одинаковы по своей реакции на его внекорневое внесение (Гречухина О. А., Тимофеева Г. Ф., Шерман Л. Г., 1961). Так, растения фасоли зеленеют и хорошо растут. Второй наш объект — огурцы, не давал заметного позеленения листьев. Пигменты листа тесно связаны с белком и в саму

молекулу хлорофилла входит азот, поэтому изменения в азотном обмене вызывают резкие изменения в количестве и составе пигментов. Так, Пирсон (1937) выращивал клетки водорослей (хлореллы) при разной концентрации нитратного азота в питательном растворе, а затем подкармливал их в одном случае нитратным, в другом — аммиачным азотом. Он пришел к выводу, что подкормка азотом как в нитратной, так и в аммиачной форме приводит к увеличению содержания хлорофилла. Притом, чем сильнее выражен недостаток азота, тем эффективнее подкормка. Обстоятельно влияние азотного питания на строение листьев и накопление хлорофилла изучено в работах Л. М. Дорохова (1957), где показано увеличение числа хлоропластов, их размеров и количества хлорофилла в листьях у сои и ячменя при увеличении доз азота. Н. П. Воскресенская (1949) отмечает, что при изменении уровня азотного питания меняется не только общее количество хлорофилла, но и отношение хлорофилла «а» к хлорофиллу «б». В. В. Буткевич (1950), изучая влияние минеральных солей на образование хлорофилла, приводит цифры, показывающие увеличение количества хлорофилла при увеличении доз азота в листьях свеклы. С. С. Баславская с сотрудниками (1957) изучали содержание хлорофилла у водоросли *Scenedesmus quadricauda* в зависимости от азотного питания. При недостатке азота содержание хлорофилла в их опытах резко снижалось за счет его разрушения, при подкормке происходит увеличение количества хлорофилла, причем содержание хлорофилла «а» увеличивается быстрее, чем хлорофилла «б», тогда как при недостатке азота разрушается интенсивнее то хлорофилл «а», то хлорофилл «б». Интересные данные по влиянию азотного питания на содержание пигментов приводит Шульце (1957) для табака. Увеличивая дозы азота, он наблюдал увеличение не только зеленых, но и желтых пигментов.

Таким образом, далеко не полный перечень работ показывает на тесную связь между количеством хлорофилла в листьях и азотным питанием растений, поэтому пожелтение нижних листьев у высших растений является признаком недостатка азота. При внекорневых подкормках азотом показана взаимосвязь корневого и внекорневого азотного питания, увеличение количества белка в листьях при внекорневой подкормке (Гречухина, Тимофеева, 1961; Павлов и др., 1961), а также быстрое поступление N^{15} , нанесенного на листья, и участие его в синтезе белка (Галочалова, Шкурина, 1961).

Изменение пигментов при внекорневых подкормках азотом не изучено. Не имеется сравнительных данных относительно изменений в содержании пигментов в зависимости от способа внесения азота корневым или внекорневым путем.

Материал и методика

Опыты по изучению пигментов проводились нами в июне и июле 1962 года на растениях фасоли (сорт 'Сакса') и огурцов (сорт 'Вязниковские'). Растения выращивались в теплице в водных культурах при различных нормах азота. Исходным питательным раствором была смесь Кнопа. Количество азота в этой смеси принято нами за полную дозу. Питательные смеси с $1/4$ и $1/10$ нормами азота рассчитывались исходя из полной его нормы. Исключенные количества кальция в форме $\text{Ca}(\text{NO}_3)_2$ заменялись добавлением CaSO_4 .

Проростки растений пересаживались в сосуды с различным содержанием азота и росли около 2 недель при обычном для водных культур уходе, до исчезновения иона NO_3^- в питательном растворе с $1/10$ нормой азота. К этому времени растения развивали по 2—3 настоящих листа и по внешнему виду мало различались между группами. Затем каждая группа растений разбивалась на 3 варианта:

1. Контроль — растения-опрыскивались водой;
2. Подкормка $\text{Ca}(\text{NO}_3)_2$ путем внесения его в питательный раствор («под корень»);
3. Опрыскивание 0,6% раствором мочевины.

Мы остановились на разных формах азота, так как стремились выявить наилучшие соединения азота для корневого и внекорневого поступления.

Известно, что в водных культурах лучше используется азот в виде NO_3^- (Чесноков и др., 1960; Хьюитт, 1956). Для внекорневой же подкормки широко применяется мочевина (Сб. «Внекорневое питание растений», 1956). В начале опыта у растений каждой группы питания взяты листья 1—2 яруса для определения содержания зеленых пигментов. Для этого из листьев сверлом вырезались с определенной площадью высечки. Извлечение и определение пигментов проводилось по методу, разработанному Д. И. Сапожниковым с сотрудниками (1959). Расчет количества пигментов проводился на 100 cm^2 поверхности листьев.

Подкормка $\text{Ca}(\text{NO}_3)_2$ «под корень» проводилась три раза в течение опыта, что в сумме составило полную норму азота. Опрыскивание раствором мочевины проводилось ежедневно утром и вечером. По ликвидации опыта в листьях снова определяли пигменты. У фасоли для определения служили по-прежнему листья 1—2 яруса, у огурцов как листья 2—3 яруса, бывшие на растениях в начале опыта, так и молодые выросшие за время опыта листья 5—6 яруса.

Результаты опытов

Вначале остановимся на цифровых данных, характеризующих изменения суммарного содержания зеленых пигментов в листьях по ярусам у растений огурцов, растущих при разном содержании азота в питательном растворе (табл. 1).

Как уже выше указывалось, первая проба листьев снималась сразу после поглощения иона NO_3^- корнями растений, растущих при $1/10$ норме азота. Мы видим, что уже в первую съемку листья всех ярусов у растений с $1/10$ нормы азота имеют низкое содержание зеленых пигментов. Растения с $1/4$ нормы азота 11/VII по содержанию суммы зеленых пигментов в листьях не отличаются от растений полного питания. Через две недели в листьях растений, растущих на полном питании, происходит типичное изменение в содержании хлорофилла, связанное с воз-

Таблица 1

Содержание пигментов в листьях огурцов в зависимости от азотного питания и яруса листьев (в мг/100 см² листов. поверхн.)

Нормы азота	Дата взятия проб	Ярус листьев						
		1	2	3	4	5	6	7
1	11/VII 25/VII	1,22 0,74	1,51 0,70	1,62 1,18	1,76 1,38	1,32	1,56	1,68
1/4	11/VII 25/VII	1,23 —	1,61 0,51	1,46 0,91	1,84 1,19	1,64 1,20	0,82	
1/10	11/VII 25/VII	0,69 —	1,16 —	1,03 0,33	1,01 0,67	0,68		

растом, т. е. падение его количества в нижних листьях. При недостатке азота наступает общее падение количества хлорофилла и резкое изменение по ярусам. У некоторых растений листья 1—2 яруса даже отмирают. Эти изменения нами учитывались и при дальнейших опытах. Определения пигментов по вариантам проводили в сжатые сроки и в листьях одинаковых ярусов.

В таблице 2 представлены цифры изменения суммы зеленых пигментов в листьях фасоли в зависимости от уровня питания азотом и характера подкормки.

Таблица 2

Влияние недостатка питания азотом и подкормки на содержание зеленых пигментов в листьях 1—2 яруса у фасоли

Нормы азота	Сумма зеленых пигментов (в мг/100 см ² лист. поверхн.)				
	в начале опыта (26/VI)	в конце опыта			Подкормка Са(NO ₃) ₂ «под корень»
		Дата	Контроль	Опрыскивание мочевиной	
1	1,55	5/VII	0,56	1,51	1,77
1/4	1,48	10/VII	0,29	1,37	1,07
1/10	1,09	4/VII	0,21	1,35	1,40

Мы видим, что в начале опыта 26/VI только при 1/10 норме азота содержание хлорофилла заметно уменьшается по сравнению с полным питанием. Через 10—14 дней содержание хлорофилла в листьях сильно падает, особенно при недостатке азота (см. контрольный вариант в конце опыта). У растений же, по-

лучивших дополнительное питание, сумма зеленых пигментов остается высокой, т. е. старение листьев задерживается. Существенных различий между вариантами подкормки мочевиной через листья и корневой подкормки $\text{Ca}(\text{NO}_3)_2$ не отмечается. Очевидно, в листьях фасоли идет образование хлорофилла за счет дополнительного азотного питания; особенно это можно сказать по отношению к листьям растений с $1/10$ нормы азота, где мы имеем не только задержку разрушения хлорофилла, но даже увеличение его содержания по сравнению с исходным контролем (соответственно 1,35, 1,40 и у контроля 1,09 мг/100 см² листовой поверхности).

Таким образом подтвердились наши визуальные наблюдения, что растения фасоли, получившие внекорневую подкормку, становятся более зелеными, чем без подкормки. В таблице 3 приведены соответствующие цифры для листьев огурцов. Учи-

Таблица 3

Влияние недостатка азотного питания и характера подкормки на содержание зеленых пигментов в листьях огурцов

Нормы азота	Номер опыта	Сумма зеленых пигментов (в мг/100 см ² лист. поверхности)						
		контроль (в начале опыта)	листья 2—3 яруса			листья 5—6 яруса		
			контроль (в конце опыта)	опрыскивание мочевиной	добавление $\text{Ca}(\text{NO}_3)_2$ «под корень»	контроль (в конце опыта)	опрыскивание мочевиной	добавление $\text{Ca}(\text{NO}_3)_2$ «под корень»
1	1	1,58	0,45	1,57	1,52	1,51	1,85	1,39
	2	1,51	0,94	1,93	1,35	1,62	1,81	1,70
1/10	1	1,09	0,44	0,43	1,30	0,71	1,03	1,89
	2	1,16	0,36	0,40	1,72	0,68	1,15	1,63

тая, что пожелтение листьев распространяется у огурцов при недостатке азота очень быстро и приводит к опадению нижних листьев, для анализа были взяты листья 2—3 яруса, а также проведено определение суммы зеленых пигментов в листьях, образовавшихся за время опыта (5—6 ярус). Рассматривая цифры, мы видим совершенно различный характер изменений пигментов при подкормке в листьях растений, растущих на полном питании и при недостатке азота. У растений с полного питания оба типа подкормки азотом (листовая и корневая) задерживают старение листьев (2—3 ярус) и несколько увеличивают содержание пигментов в молодых (5—6 яруса) листьях по сравнению с контрольными листьями этих же ярусов.

Иную картину мы имеем при недостатке азота. В этом случае за время опыта содержание хлорофилла в листьях контрольных растений резко падает в листьях 2—3 яруса, а в молодых листьях 5—6 яруса не достигает содержания его в исходных молодых листьях. Подкормки растений дают разные результаты. Внекорневая подкормка в листьях 2—3 яруса не вызывает никакого увеличения содержания пигментов. Листья, образовавшиеся за время опыта, 5—6 яруса имеют несколько большее количество хлорофилла, чем листья 2—3 яруса к концу опыта; в этом случае внекорневая подкормка дает некоторое, хотя незначительное увеличение содержания пигментов. Следовательно, в листьях растений, испытывающих недостаток питания азотом, не образуется хлорофилл при подкормке их мочевиной, хотя, поступая в них, азот, очевидно, передается в точки роста и развивающиеся из них листья имеют несколько большее количество пигментов. При корневом же поступлении азота мы имеем сильное увеличение суммы зеленых пигментов, как в имевшихся в начале опыта листьях, так и в молодых. Корневая подкормка вызвала увеличение пигментов до уровня их содержания в листьях растений полного питания. Это различие не может быть связано с формой соединения азота, так как у растений на полном питании в листьях 2—3 яруса как внекорневая подкормка мочевиной, так и корневая $\text{Ca}(\text{NO}_3)_2$ вызывает одинаковый эффект, задерживая разрушение или усиливая новообразование хлорофилла.

Таким образом, анализ зеленых пигментов в листьях растений, растущих при полном питании азотом и его недостатке, показал, что растения различно реагируют на внекорневое и корневое поступление азота. Фасоль хорошо реагирует на внекорневую подкормку, увеличивая содержание пигментов во всех листьях. Растения огурцов при недостатке корневого питания плохо усваивают азот через листья. Очевидно, недостаток азота вызывает в этом случае глубоко идущие изменения в обмене веществ, которые не восстанавливаются при внекорневой подкормке.

В заключение остановимся на вопросе соотношения пигментов при изменении азотного питания.

В ряде работ указывается, что при недостатке азота хлорофилл «а» разрушается интенсивнее, чем хлорофилл «б». В таблице 4 приведены полученные нами результаты.

Сравнивая величину отношения хлорофиллов у контрольных растений в начале опыта, мы видим уменьшение этого показателя только у огурцов при $1/10$ норме азота.

В конце опыта в этом варианте недостаток азота вызывает снижение отношения хлорофиллов до 1,35 у фасоли и 0,80 у огурцов. Очевидно, наряду с общим падением количества хлорофилла более быстро разрушается хлорофилл «а».

Таблица 4

Изменение отношения хлорофилла «а» к хлорофиллу «б» в листьях
1—2 яруса у фасоли и огурцов при различном питании азотом

Культура	Нормы азота	Контроль (в начале опыта)	В конце опыта		
			Контроль	Опрыскивание мочевиной	Подкормка $\text{Ca}(\text{NO}_3)_2$ «под корень»
фасоль	1	2,10	2,73	2,25	2,38
	1/10	2,03	1,35	1,76	2,05
огурцы	1	2,28	1,80	2,17	2,50
	1/10	1,68	0,80	1,66	2,08

При внесении азота внекорневым или корневым путем происходит увеличение отношения пигментов, т. е. идет более быстрое образование хлорофилла «а». При корневой подкормке величина отношения хлорофиллов «а» и «б» увеличивается интенсивнее, особенно в случае недостатка азота. Вероятно, на синтез хлорофилла «а» оказывает влияние форма азота. Так, например, $\text{Ca}(\text{NO}_3)_2$ при корневой подкормке наиболее благоприятствует образованию хлорофилла «а», на что имеются указания также в литературе.

Выводы

1. Недостаток азота в питательном растворе вызывает разрушение зеленых пигментов в листьях растений, которое увеличивается по мере усиления азотного голодания. Разрушение пигментов усиливается также по мере старения листьев.

2. При недостатке азота быстрее разрушается хлорофилл «а», чем «б», что приводит к уменьшению величины отношения указанных пигментов. Подкормка растений азотом вызывает более быстрое увеличение хлорофилла «а».

3. Подкормка растений, растущих на полном азотном питании, через листья мочевиной и корневая подкормка $\text{Ca}(\text{NO}_3)_2$ приводит к задержке разрушения или увеличению образования зеленых пигментов в нижних листьях.

4. Корневая и внекорневая подкормка растений, растущих при недостатке азота ($1/10$ нормы), оказывает одинаковое влияние на образование пигментов в листьях фасоли, увеличивая их содержание. В листьях огурцов содержание пигментов увеличивается только при корневой подкормке.

5. Ответная реакция различных растений на внекорневую подкормку азотом неодинакова и зависит от уровня корневого питания.

ЛИТЕРАТУРА

- Баславская С. С., Буркина З. С. и Феофарова Н. Б. Фотосинтез и содержание хлорофилла в водоросли *Scenedesmus quadricauda* в зависимости от азотного питания. В кн. «Проблемы фотосинтеза». Изд. АН СССР, 1957.
- Буткевич В. В. Влияние минеральных солей на образование хлорофилла в листьях свеклы. Сб. «Памяти акад. Д. Н. Прянишникова», АН СССР, 1950.
- Воскресенская Н. П. Влияние азотного питания и освещения на накопление органического вещества и количество хлорофилла «а» и «б» у салата. Докл. АН СССР, т. XVII, № 1, 1949.
- «Внекорневое питание растений». Сборник переводов из иностранной период. лит. Изд. ИЛ, 1956.
- Галочалова З. Н. и Шкурина А. М. Об усвоении растениями азота, вводимого при внекорневых подкормках в лист растения. Изв. Сиб. отд. АН СССР, № 4, 1961.
- Гречухина О. А., Тимофеева Т. Ф., Шерман П. Г. О внекорневой подкормке растений азотом. Тезисы докладов конференции. Корневое питание в обмене веществ и продуктивности растений. 1961.
- Гречухина О. А., Тимофеева Г. Ф. Влияние внекорневой подкормки растений на поглощение элементов минерального питания корневой системой. Вестник Лен. гос. ун-та, серия биол., № 1, 1961.
- Дорохов Л. М. Минеральное питание как фактор повышения продуктивности фотосинтеза и урожая сельскохозяйственных растений. Труды Кишиневского с.-х. ин-та, т. XIII, Кишинев, 1957.
- Павлов А. Н., Иванов В. П., Разуваева В. И. Внекорневые подкормки кукурузы мочевиной в зависимости от фазы развития растений, т. 8, вып. 5, 1961.
- Сапожников Д. И., Маевская А. Н., Попова И. А. Количественное определение хлорофиллов «а» и «б» при помощи бумажной хроматографии. Физиол. раст., т. 6, вып. 3, 1959.
- Чесноков В. А., Базырина Е. Н., Бушуева Т. М. и Ильинская Н. Л. Выращивание растений без почвы. Изд. Лен. ун-та, 1960.
- Хьюитт Э. Песчаные и водные культуры в изучении питания растений. Изд. ИЛ, 1956.
- Pirson A. Ernährungs- und Stoffwechselphysiologische Untersuchungen an Fontinalis und Chlorella. Zeit. f. Botanik, B. 31, H. 4/5. S. 193, 1937.
- Schulze W. Über den Einfluss der Düngung auf die Bildung der Chloroplastenpigmente Düngung. Zeit. f. Pflanzenernährung. Bodenkunde, B. 79, 1957.

ОСОБЕННОСТИ ОТТОКА АССИМИЛЯТОВ У РАСТЕНИЯ КАРТОФЕЛЯ

М. Н. Гончарик

Институт экспериментальной ботаники и микробиологии АН БССР

В связи с оценкой оттока по методу половинок Сакса, В. А. Чесноков и Е. Н. Базырина (1930, 1930а) провели изучение суточной динамики оттока у некоторых растений. Изучение оттока по методу Сакса у *Petasites officinales* показало почти полное отсутствие у этого растения ночного оттока. В тех же случаях, когда ночной отток действительно имеется, как, например, у *Tussilago Farfara*, его интенсивность все время меняется и в

первую половину ночи значительно сильнее, чем во вторую. Постепенное ослабление оттока ими было обнаружено у табака и днем при затемнении. Это позволило авторам заключить, что отток является функцией избытка в листе ассимилятов.

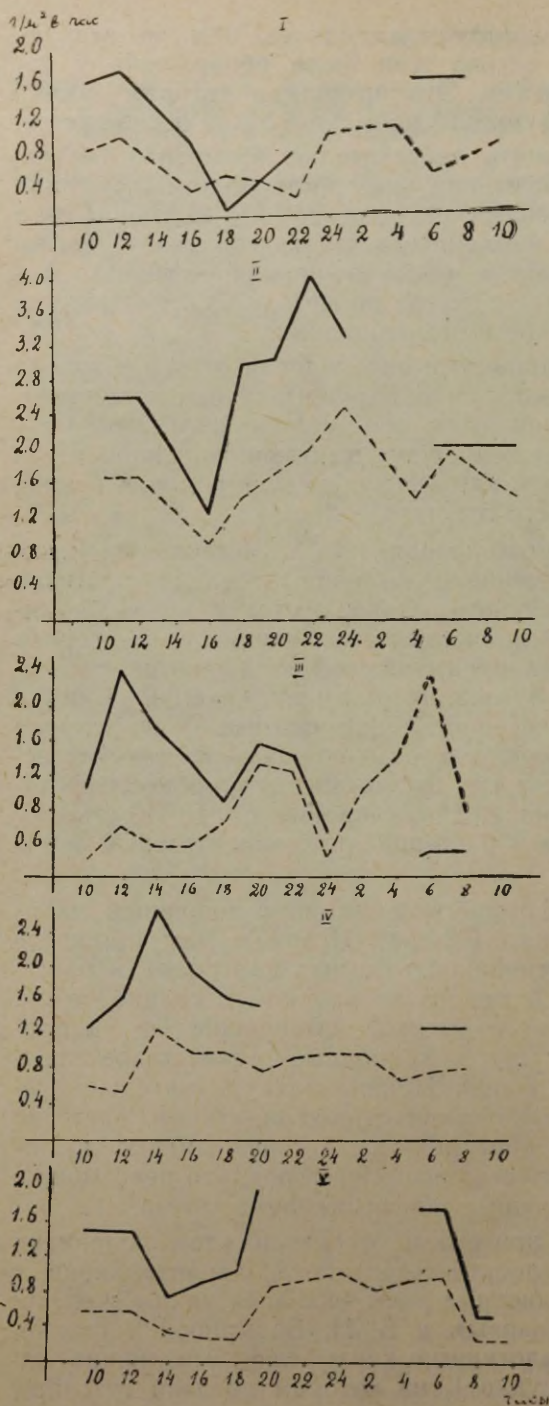
Для того, чтобы получить действительную картину оттока, В. А. Чесноков и Е. Н. Базырина применили прием, состоящий из двух определений: привеса сухой массы по методу Сакса и определения истинного фотосинтеза в токе воздуха (с поглотителем Базыриной). Разница между величиной истинного фотосинтеза и привеса сухого вещества по методу Сакса и должна дать величину оттока за время исследования.

Проведенные такими приемами определения оттока у гороха и картофеля позволили авторам обнаружить у них существенные различия в протекании этого процесса на протяжении суток. У гороха был обнаружен преимущественно дневной отток и его отсутствие ночью, а у картофеля, наоборот, почти исключительно ночной отток и его отсутствие днем.

На основании своих исследований В. А. Чесноков и Е. Н. Базырина сделали заключение о наличии у одних растений дневного, а у других — ночного оттока, поставив это в зависимость от характера накапливаемых ассимилятов. У гороха пластическими веществами преимущественно являются растворимые углеводы, что и обуславливает дневной отток, скорость которого зависит от интенсивности фотосинтеза. У картофеля преобладают нерастворимые углеводы — крахмал, и этому соответствует ночной отток и его отсутствие при процессе фотосинтеза. Эти исследования дали основание С. П. Костычеву ввести понятие о наличии у растений двух видов оттока: дневного и ночного.

Изучая дневной ход фотосинтеза методом половинок листа Сакса в условиях Крайнего Севера (Игарка), нам пришлось убедиться в отсутствии оснований относить картофель к растениям с ночным оттоком. В период незаходящего солнца, когда картофель фотосинтезирует с высокой интенсивностью на протяжении около 20 часов или даже полные сутки, такое представление отпадает само собой. Накапливая сравнительно высокие урожаи клубней за короткий период вегетации, растение картофеля должно транспортировать по проводящим путям ежедневно большие количества ассимиляторов, что невозможно обеспечить за короткие ночные перерывы фотосинтеза.

Прямые определения привеса и оттока методом половинок указали на наличие круглосуточного оттока. Характер кривых оттока и фотосинтеза в дневные часы оказался таким же, как и найденный В. А. Чесноковым и Е. Н. Базыриной у гороха, а в ночные часы — аналогичный картофелю. Это можно видеть на приведенном рисунке 1, на котором показан суточный



ход фотосинтеза и оттока, наблюдавшийся нами в исследованиях 1950—1952 гг. в Игарке. На наличие у картофеля не только ночного, но и дневного оттока указывают и другие исследователи (Witsch und Pommer, 1954).

Просматривая рис. 1, можно видеть, что только в одном случае кривая фотосинтеза является одновыпуклой с дневным максимумом в 14 часов, которому соответствует и максимум оттока. В остальных определениях наблюдалась дневная депрессия фотосинтеза в послеполуденные часы (14—18 час.), которой соответствует и ослабление оттока с минимумом в те же часы.

Наличие дневного ослабления фотосинтеза в условиях Игарки не могло быть вызвано внешними условиями. Максимум температуры находился в пределах 13—17°С, и по данным наших исследований

Рис. 1. Фотосинтез (—) и отток (---) у растений картофеля на протяжении суток в Игарке. I — 16—17/VII 1951 г.; II — 21—22/VII 1952 г.; III — 17—18/VIII 1951 г.; IV — 7—8/VIII 1951 г.; V — 31/VIII—1/IX 1960 г.

условия водоснабжения растений были близкими к оптимальным (Гончарик, 1962). Можно предполагать, что депрессия фотосинтеза обусловлена ослаблением оттока и вызванного этим избытка в листе растворимых углеводов.

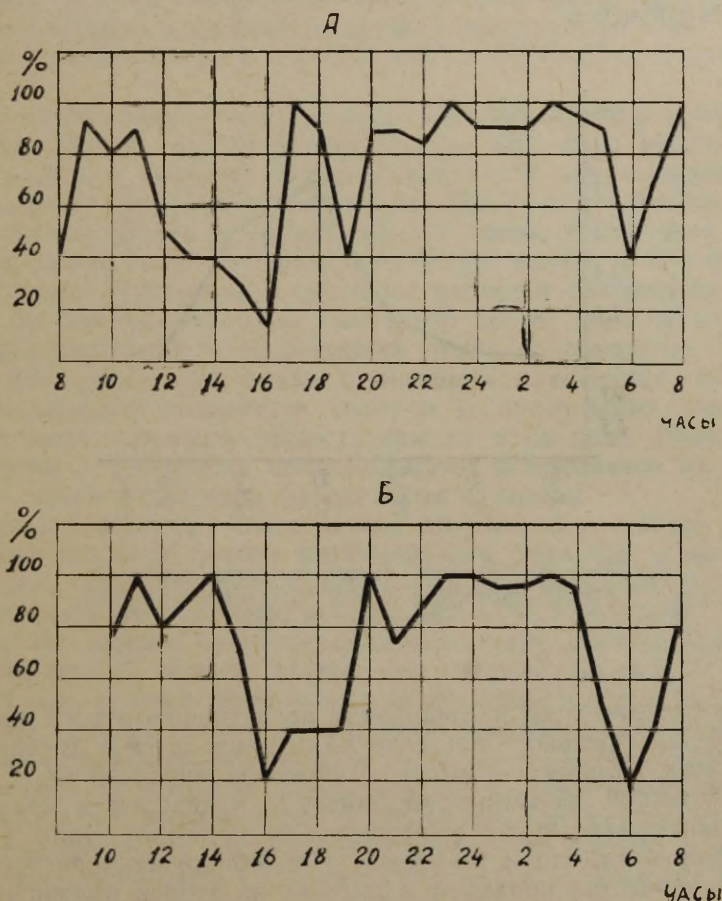


Рис. 2. Суточная динамика крахмала в листьях картофеля в Игарке.
А — 16—17/VII 1954 г.; Б — 13—14/VIII 1954 г.

Такое предположение нашло подтверждение и в наших исследованиях над суточным содержанием крахмала в листьях картофеля (Гончарик, 1960). В этих исследованиях было обнаружено, что содержание крахмала, накапливающегося в листьях картофеля, резко падает в наиболее теплые часы дня, соответствующие дневной депрессии фотосинтеза. Единственной при-

чиной такого уменьшения крахмала в эти часы могло быть превращение его в сахар (рис. 2). Этому же периоду суток, как мы видели на рис. 1, соответствует и ослабление оттока, что естественно должно было привести к возрастанию количества растворимых углеводов в листе, обуславливающих подавление фотосинтеза.

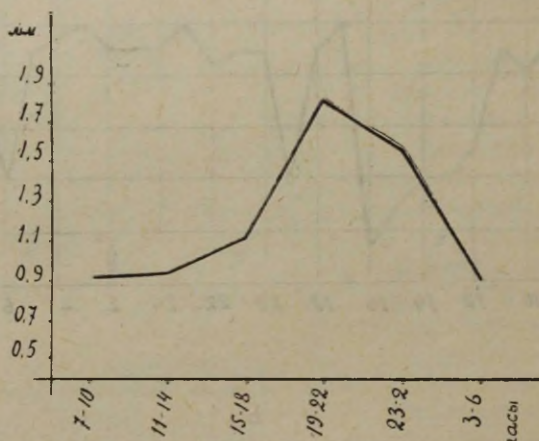


Рис. 3. Суточная динамика роста основного стебля картофеля сорта 'Полицкий' в условиях гор. Минска.

В последние годы исследования по изучению оттока ассимилятов у картофельного растения нами проводятся в других экологических условиях — в гор. Минске Белорусской ССР. Изучение суточной динамики растворимых углеводов и крахмала в листовых пластинках картофеля по крахмалу дало ту же закономерность, что и в Игарке, т. е. обнаружено резкое снижение количества крахмала в листьях во второй половине дня, примерно около 18 час. (Гончарик, Русецкая, Маршакова, 1963).

Более подробное поуровневое изучение суточной динамики углеводов в листовых пластинках и проводящих путях было выполнено в 1962 году (Гончарик, Маршакова, Русецкая, 1963). Для того, чтобы устранить или хотя бы резко уменьшить запасы углеводов в тканях паренхимы и эндодермы стеблей и листовых черешков, а также исключить образование ассимилятов в результате фотосинтеза хлорофиллоносной ткани, за трое суток до взятия проб черешки листьев и стебли изолировались от света покрытием светонепроницаемым материалом. Пробы

брались через каждые два часа, растение разделялось на части по ярусам и фиксировалось жидким азотом. Каждый ярус включал три листа, их черешки и соответствующие участки стебля. Пробы брались дважды за вегетацию: в период роста надземных органов, цветения и начала клубнеобразования 16—17 июля и второй раз при завершении роста надземных органов, законченном цветении и усиленном клубненакоплении 25—26 августа. Пробы брались у двух сортов: сеянца 1924—22 и сорта 'Лошицкий'.

По содержанию углеводов в проводящих путях у сорта 'Лошицкий' 25—26 августа можно видеть, что отток ассимилятов у картофеля в условиях Минска происходит как в ночные, так и в дневные часы, но неравномерно. Высокий в утренние часы отток резко падает в период 11—14 часов, после чего снова быстро возрастает, достигая максимума ночью в 23—2 часа. В листовых пластинках у этого же растения содержание углеводов на протяжении суток несколько другое. Минимум растворимых углеводов в проводящих путях соответствует максимум или начало его спада в листовых пластинках. Поэтому резкое падение количества сахаров в проводящих путях не может быть объяснено недостатком их в листьях. Нельзя это объяснить и усиленным использованием ассимилятов из проводящих путей в эти часы на ростовые процессы.

Для установления связи между динамикой углеводов в проводящих путях и ростом картофельного растения, нами было проведено изучение роста надземных органов картофеля при помощи сконструированного нами (на базе гигрографа) ростографа. Из данных суточной динамики роста стебля, приведенных на рис. 3, можно видеть, что падению оттока в период 11—14 час. соответствует минимум ростовых процессов. По-видимому, падение оттока днем вызвано ингибированием ферментативных процессов, обуславливающих поступление ассимилятов из листа в проводящие ткани, связано с изменением внешних условий, или с выработанной в филогенезе ритмичкой метаболических процессов листа. Возможно, что это связано с задержкой перевода сахаров в транспортную форму — в их фосфорные эфиры.

Наполнение проводящих путей ассимилятами после минимума в 11—14 часов происходит за счет уменьшения их количества в листовых пластинках. Не противоречит этому и динамика углеводов в листьях картофеля сеянца 1924—22.

В определениях 16—17 июня, когда значительная часть ассимилятов использовалась растением в надземных органах и в меньшей мере на клубнеобразование, транспорт их по проводящим путям в разных направлениях при частичном использовании на месте на рост значительно облегчался, сравнительно с более поздним периодом при одностороннем транспорте в под-

земные органы. В этот период содержание крахмала в листьях было незначительным. Но у тех же растений в более поздний период, при одностороннем направлении оттока в клубни, когда проводящие пути могут быть предельно заполнены, значительно повышается роль синтеза и ресинтеза крахмала в регулировке оттока, что приводит к увеличению количества крахмала в листьях. Содержание крахмала, как и количество растворимых углеводов, повышается у листьев по направлению к основанию растений.

Это согласуется с ранее сделанным предположением (Гончарик, Русецкая, Маршакова, 1961), что нижние, слабо фотосинтезирующие листья могут отвлекать на себя какую-то часть ассимилятов из проводящих путей, выводя их из системы оттока переводом в крахмал. Это повышает пропускную способность проводящих путей и способствует повышению фотосинтетического процесса.

Обращает на себя внимание увеличение количества углеводов в листьях в ночные часы (22—2 час.) при отсутствии фотосинтеза и других источников для их образования в самом листе. По-видимому, здесь имеет место приток органического вещества в листья из подземных органов, как это наблюдал А. Л. Курсанов с сотрудниками (1953) у сахарной свеклы.

Выводы

1. Отток ассимилятов у картофеля происходит на протяжении всех часов суток при наличии значительных колебаний и минимуме в дневные часы. Разделение на растения с дневным и ночным оттоком вряд ли имеет основание и не зависит от характера накапливаемых продуктов в процессе фотосинтеза.

2. Величина оттока определяется не только количеством ассимилятов в листе и интенсивностью фотосинтеза. Падение оттока у картофеля днем наблюдается и при наличии достаточных запасов ассимилятов в листе и, по-видимому, определяется условиями метаболизма, превращением ассимилятов в транспортное состояние (возможно, с образованием фосфорных эфиров сахаров).

3. В период усиленного клубнеобразования в листьях картофеля наблюдается резко выраженный дневной максимум содержания углеводов. В этот период заметно повышается содержание углеводов от верхних листьев к нижним, а также роль синтеза и ресинтеза крахмала в регулировании оттока. Это подтверждает высказанное ранее (Гончарик, Русецкая, Маршакова, 1961) предположение, что нижние, слабо фотосинтезирующие листья могут отвлекать на себя часть ассимилятов, выводя их из проводящей системы с переводом в неподвижную форму —

крахмал, вследствие чего повышается пропускная способность проводящих путей и фотосинтез.

4. Наблюдаются случаи повышения количества углеводов в листе в ночные часы при отсутствии фотосинтеза. По-видимому, здесь имеет место приток органического вещества в листья из подземных органов, как это наблюдал А. Л. Курсанов с сотрудниками у сахарной свеклы.

ЛИТЕРАТУРА

- Гончарик М. Н. Дневная депрессия фотосинтеза. Сборник ботанических работ. Белор. отд. Всесоюзн. ботан. о-ва, вып. II, Минск, 1960.
- Гончарик М. Н. Влияние экологических условий на физиологию культурных растений. Минск, 1962.
- Гончарик М. Н., Русецкая Л. П., Маршакова М. И. Отток ассимилятов из листьев картофеля. Бюлл. ин-та биологии АН БССР, вып. VI, Минск, 1961.
- Гончарик М. Н., Русецкая Л. П., Маршакова М. И. Суточная динамика углеводов в листьях и черешках картофельного растения. Ботаника. Исследования Белор. отд. Всесоюзн. ботан. о-ва, вып. 5, изд. АН БССР, Минск, 1963.
- Гончарик М. Н., Маршакова М. И., Русецкая Л. П. Суточная динамика углеводов в листьях и проводящих путях картофеля в зависимости от местоположения на растении. Сб. Исследов. по физиологии и биохимии растений, 1963.
- Курсанов А. Л., Туркина М. В., Дубинина И. М. Применение изотопного метода для изучения движения сахаров в растении. ДАН СССР, т. ХСIII, № 6, 1953.
- Чесноков В. А., Базырина Е. Н. Отток ассимилятов из листа. Изв. АН СССР, сер. VII, № 6, Л., 1930.
- Tschesnokov B., Bazyrina K. Die Ableitung der Assimilate aus dem Blatt. Planta, A. 11, H. 3, Berlin, 1930a.
- Witsch H. und Pommer J. Tagesgänge der Assimilation gesunder und blattrollkranker Kartoffelpflanzen. Biol. Zbl. 73, H 1/2, 1954.

ПРИМЕРЫ ИНДУЦИРОВАННОГО СИНТЕЗА БЕЛКА В РАСТЕНИЯХ

Ю. Г. Молотковский, В. Ф. Морякова

Институт физиологии растений им. К. А. Тимирязева АН СССР

Понятие «индуцированный синтез белка» расшифровывается в настоящее время как возникновение специфических белковых молекул под влиянием индуктора, в качестве которого могут выступать химические соединения и физические факторы. Открытый вначале на микроорганизмах, индуцированный синтез послужил благодатным объектом изучения механизма синтеза белка. В последнее время появился ряд сообщений, устанавливающих этот феномен и для растительных организмов (Kessler,

Frank-Tishel, 1962; Wimpenny, Ranlett, Gray, 1963; Hartman, Krasna, 1963; Syrett, Merrett, Bocks, 1963).

В наших исследованиях мы сделали попытку установить индуцируемый характер двух явлений: зеленения на свету этиолированных проростков и смены дыхательных систем у дисков клубней картофеля, имея целью показать, что физиологические изменения в растениях могут быть результатом индуцируемого внешними факторами синтеза новых нуклеиновых кислот и белков. Такая попытка представляется нам тем более интересной и важной, что индуцируемый характер того или иного процесса (если эта индукция предварительно трансформирована через синтез нуклеиновых кислот и белка) открывает уже теперь широкие возможности в управлении этим процессом.

Тесная взаимосвязь процессов образования хлорофилла, синтеза белка и нуклеиновых кислот установлена работами ряда исследователей. В процессе зеленения бурное образование хлорофилла сопровождается интенсивным включением лейцина- C^{14} в белок и аденина- C^{14} в РНК. В то же время у зеленых объектов, где синтез хлорофилла невелик, включение меченых соединений незначительно. При этом нуклеотидный состав РНК этиолированных и зеленых объектов различен (Brawerman, Chargaff, 1959a, 1959b; Brawerman, Pogo, Chargaff, 1961). Характерно, что рост хлоропластов, который идет параллельно накоплению хлорофилла при зеленении этиолированных проростков (Brawerman, Pogo, Chargaff, 1961; Mego, Jagendorf, 1961), представляет собой процесс образования специфических белков.

Эти данные позволили предположить, что действием света индуцируется синтез специфической РНК, на базе которой осуществляется синтез белков хлоропластов. Как конечный итог процессов индукции в формирующихся хлоропластах образуется хлорофилл.

В данной работе изложены результаты проверки этого предположения с помощью метода ингибиторного анализа. Избирательным воздействием на синтез РНК или белка регулировалась скорость образования хлорофилла на свету.

Испытывались: 1) влияние антиметаболитов урацила, тормозящих синтез РНК — азаурацила, тиюрацила, гидразиды малеиновой кислоты; 2) стимулирующее синтез РНК действие оснований (все в концентрации 100—200 мг/л); 3) избирательное торможение синтеза белка хлорамфениколом.

Во всех случаях этиолированные проростки бобов *Vicia faba* в темноте опрыскивались растворами указанных соединений. Контрольные проростки опрыскивались дистиллированной водой. Через двое суток проростки выставлялись под люминесцентные лампы БС-30 при интенсивности физиологической радиации 11 000 эрг/см²/сек. Содержание хлорофилла определялось в ацетоновых экстрактах на спектрофотометре по Ветт-

штейну (Wettstein, 1957). Белок определялся по Лоури (Lowry et al., 1951), с предварительным извлечением фенолов ацетоном.

Торможение синтеза белка хлорамфениколом почти полностью прекращает образование хлорофилла на свету. Проростки, обработанные хлорамфениколом, оставались на свету бесцветными в течение нескольких суток. Просмотр срезов листьев под микроскопом обнаруживает разницу в числе, величине и окраске

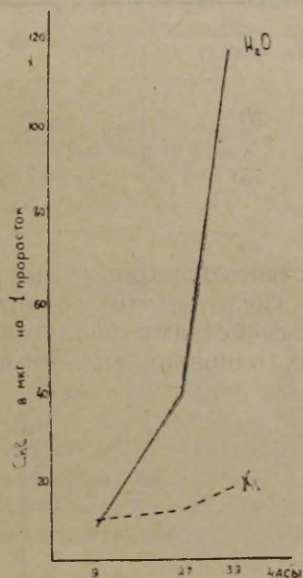


Рис. 1. Влияние хлорамфеникола на синтез хлорофилла в процессе зеленения.

H₂O — контроль; Хл — предварительно обработаны 0,25% раствором хлорамфеникола.

хлоропластов в клетках паренхимы по вариантам. У контрольных проростков крупные, темно-зеленые хлоропласты плотно заполняют всю клетку, тогда как у опытных проростков слабоокрашенные хлоропласты располагаются тонким слоем по периметру клетки. Количество и размеры их значительно меньше, чем у контрольного варианта. После первых 9 часов освещения содержание хлорофилла в опытных проростках было не ниже, чем в контрольных, и лишь в дальнейшем разница в содержании хлорофилла проявлялась все отчетливее (рис. 1). Представленные в таблице 1 данные свидетельствуют о том, что обработка хлорамфениколом резко тормозит синтез белка (в 2 раза) и образование хлорофилла (почти в 10 раз).

Торможение синтеза РНК предварительной обработкой аналогами урацила приводит к заметному торможению синтеза хлорофилла при зеленении (табл. 1, рис. 2). При этом наиболь-

Таблица 1

Влияние хлорамфеникола и тиоурацила на синтез белка и хлорофилла при зеленении

Варианты	Время освещения (в часах)	Белок (в мг)	Хлорофилл (в мкг)
Вода	39	7,86	116
Хлорамфеникол		3,93	16
Вода	75	4,71	90
Тиоурацил		3,85	38

шее тормозящее действие оказывает тиоурацил и наименьшее гидразид малеиновой кислоты, что, возможно, объясняется антиметаболическими свойствами аналогов. Под влиянием тиоурацила в проростках одновременно тормозится синтез белка (табл. 1).

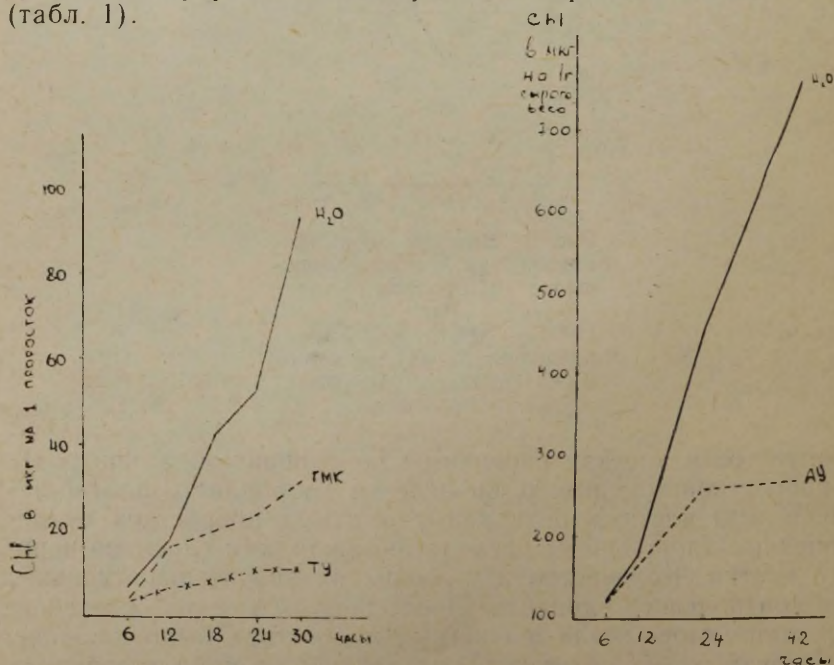


Рис. 2. Влияние антиметаболитов урацила на синтез хлорофилла в процессе зеленения.

H₂O — контроль; ТУ — предварительно обработаны раствором тиоурацила; ГМК — гидразида малеиновой кислоты; АУ — азаурацила.

Таким образом, предварительное торможение синтеза РНК тормозит в последующем на свету синтез белка и хлорофилла. Зависимость синтеза хлорофилла от процесса новообразования нуклеиновых кислот подтверждается и опытами с предварительной обработкой этиолированных проростков основаниями. Опрыскивание проростков растворами аденина, урацила и смеси оснований усиливало синтез хлорофилла в процессе зеленения (табл. 2). При этом смесь оснований оказывала меньшее влияние, чем раздельное применение аденина и урацила.

Таблица 2

Влияние пуриновых и пиримидиновых оснований на синтез хлорофилла
(в мкг на 100 мг навески) при зеленении

Время освещения в часах	42	48	98
Вода	72	79	174
Аденин		89	200
Урацил		91	
Смесь: * аденин, урацил, ** + уридин, *** + гуанин, цитозин	78***	80**	182*

Представленные данные позволяют заключить, что индуцируемое светом образование хлоропластов и, в дальнейшем, хлорофилла трансформировано через нуклеиновый и белковый обмен. В этом отношении индукция светом синтеза специфических белков хлоропластов и хлорофилла по сути не отличается от индукции образования адаптивных ферментов у микроорганизмов.

На основании последних воззрений на механизм индуцированного синтеза белка (Жакоб, Моно, 1961) можно предположить, что свет через фотохимические реакции приводит к связыванию определенного репрессора, в результате чего освобождается в своей активности специфический оперон. В дальнейшем через синтез информационной РНК осуществляется синтез белков хлоропластов. Сам процесс индукции через фотохимические реакции проходит очень быстро. Достаточно одной минуты освещения этиолированных проростков красным светом в 660 мк, чтобы в дальнейшем вызвать заметный рост хлоропластов (Mego, Jagendorf, 1961). После того, как индукция произошла, образование хлоропластов и биосинтез хлорофилла в них происходит на основе непрерывно действующей системы: информационная РНК — синтез белка. Прерывание в этой цепи синтеза РНК (в наших опытах действием аналогов урацила), либо синтеза белка (действием хлорамфеникола) тормозит образование хлоропластов и биосинтез хлорофилла.

Следующим объектом исследований было взято возникновение цианидустойчивого дыхания у дисков клубней картофеля в процессе «старения». Диски толщиной в один мм после 24-ча-

сового пребывания во влажной атмосфере в результате своеобразного «старения» обнаруживают резкое возрастание интенсивности дыхания, устойчивого к цианиду, в то время как у свеженарезанных дисков дыхание заметно отравляется цианидом. В результате исследований ряда авторов было установлено, что в свежих тканях клубней картофеля обычная цитохромная система, чувствительная к цианиду, составляет примерно 70% терминальных оксидаз (Mapson, Burton, 1962). По мере старения возникает обходной путь электронов через цитохром В₇ (В₇-шунт), не подавляемый цианидом (Hackett, 1961). Интересно, что развитие этого пути электронов тесно связано с синтетическими реакциями, и прекращение притока энергии для биосинтеза приостанавливает развитие цианидустойчивого дыхания (Hackett, Haas, Griffiths, Niederpruem, 1960). Это в сущности пример смены дыхательных систем, т. е. широко распространенного явления, играющего важную роль в самых различных физиологических процессах.

В наших опытах исследовалось, как сказывается на развитии цианидустойчивого дыхания торможение синтеза белка и реакций переаминирования. Для этого диски клубней картофеля помещались на 24 часа на фильтровальную бумагу, смоченную растворами соответствующих ингибиторов. Контрольные пробы выдерживались на дистиллированной воде.

Торможение синтеза белка хлорамфениколом заметно угнетает возрастание дыхания в процессе «старения» и развитие его цианидустойчивой части (табл. 3).

Таблица 3

Влияние хлорамфеникола и тубазида на развитие цианидустойчивого дыхания у дисков клубней картофеля (в мкл О₂ на 1 г за 30 мин.)

	Свежие клубни	24 час. контрольные клубни	24 час. опытные клубни, обработанные 0,2% хлорамфениколом
0	40	101	71
10 ⁻³ М KCN	16	100	38
% ингибирования	61	0	47
			4 · 10 ⁻² М тубазилом
0	34	100	38
10 ⁻³ М KCN	0	62	10
% ингибирования	100	38	74

Предшествующее синтезу белка образование аминокислот связано с интенсификацией реакций переаминирования. Достаточно специфическим ингибитором трансаминаз является, по данным А. Е. Браунштейна (Браунштейн, Азарх, 1957), тубазид (изоникотинилгидразид). Действие тубазида на развитие устой-

чивого к цианиду дыхания аналогично действию хлорамфеникола (табл. 3).

Эти данные с несомненностью указывают, что появление в результате «старения» дисков новой системы дыхания есть результат синтеза белков *de novo*, а не активации предсуществовавших ферментов.

Поскольку синтез белка, как правило, заметно стимулируется при введении экзогенных источников азота, были проведены опыты с выдерживанием дисков на 0,01 М растворе глутамата натрия. Результаты приведены в таблице 4. Свежие диски в варианте с глутаматом натрия показали интенсивность дыхания, равную с контролем.

Таблица 4

Влияние глутамата натрия на развитие цианидустойчивого дыхания
(в мкл O₂ на 1 г за 30 мин.)

	свежие клубни	свежие клубни + глутамат	24 час. контроль	24 час. + глутамат	24 час. + глутамат + тубазид
0	19	20	80	94	57
10 ⁻³ М KCN	0	0	56	62	27
% ингибирования	100	100	30	30	52

Но через 24 часа на глютаминовой кислоте дыхание дисков заметно увеличилось по сравнению с соответствующим контролем. Это говорит о том, что усиление дыхания на глутамате через 24 часа связано отнюдь не с использованием глютаминовой кислоты как субстрата дыхания, так как в противном случае усиление дыхания на глутамате было бы обнаружено и на свежих дисках. Усиление дыхания через 24 часа на глутамате связано с усилением синтеза белка. Подтверждением этому служит вариант с торможением переаминирования тубазидом: стимулирующее действие глутамата в этом случае было снято полностью.

Представленные данные свидетельствуют о том, что подъем дыхания при 24-часовом «старении» дисков клубней картофеля, сопровождающийся увеличением доли цианидустойчивого дыхания, связан с новообразованием белка. Вначале идет накопление необходимых для синтеза аминокислот: на этой стадии процесс можно стимулировать введением глутамата и подавлять тубазидом. Затем происходит биосинтез белковых компонентов новой цепи транспорта электронов, не подавляемой цианидом. На этой стадии процесс тормозится хлорамфениколом.

В данном случае нельзя строго определить индуцирующий фактор. Скорее всего можно говорить о смене систем дыхания в связи с раневыми реакциями. Но несомненным является то, что эта смена есть результат новообразования белков, входящих в состав вновь возникающей системы дыхания.

ЛИТЕРАТУРА

- Браунштейн А. Е., Азарх Р. М. Влияние подавления реакций переаминирования на синтез аминокислот. Биохимия, **22**, № 1—2, 430—438, 1957.
- Жакоб Ф., Моно Ж. Детерминация и специфическая регуляция синтеза белков. Материалы V Междунар. биохим. конгресса. Симпозиум I, стр. 3—19, 1961.
- Brawerman G., Chargaff E. Changes in protein and ribonucleic acid during the formation of chloroplasts in *Euglena gracilis*. Biochem. et Biophys. Acta, **31**, N 1, 164—171, 1959a.
- Brawerman G., Chargaff E. Reaction of ribonucleic acid to the photosynthetic apparatus in *Euglena gracilis*. Biochem. et Biophys. Acta, **31**, N 1, 172—177, 1959b.
- Brawerman G., Pogo A. O., Chargaff E. Synthesis of new ribonucleic acid and proteins during chloroplast formation in resting *Euglena* cells. Biochem. et Biophys. Acta, **48**, N 2, 418—420, 1961.
- Hackett D. P., Haas D. W., Griffiths K. K., Niederpruem D. A. Studies on development of cyanide-resistant respiration in potato tuber slices. Plant Physiol., **35**, N 1, 8—19, 1960.
- Hackett D. P. Oxidation mechanisms in plant mitochondria. Recent Advances in Botany, v. 2, 1186—1190, 1961.
- Hartman H., Krasna A. I. Studies on the «adaptation» of hydrogenase in *Scenedesmus*. J. Biol. Chem., **238**, N 2, 749, 1963.
- Jacob F., Monod J. Genetic regulatory mechanisms in the synthesis of proteins. J. molecular Biol., **3**, N 3, 318—356, 1961.
- Kessler B., Frank-Tishel J. Dehydration-induced synthesis of nucleic acids and changing of composition of ribonucleic acid: a possible protective reaction in drought-resistant plants. Nature, **196**, N 4854, 542—543, 1962.
- Mapson, L. W., Burton, W. G. The terminal oxidases of the potato tuber. Biochem. J., **82**, N 1, 19—25, 1962.
- Lowry O. H., Rosenbrough M. J., Farr A. L., Randall R. L. Protein measurement with Folin phenol reagent. J. Biol. Chem., **193**, N 1, 265—275, 1951.
- Mego J. L., Jagendorf A. T. Effect of light on growth of black Valentine bean plastids. Biochem. et Biophys. Acta, **53**, N 2, 237, 1961.
- Syrett R. J., Merrett M. J., Bocks S. M. Enzymes of the glyoxylate cycle in *Chlorella vulgaris*. J. Exptl. Bot., **14**, N 41, 249—264, 1963.
- Wettstein D. Chlorophyll-letale und der submicroscopische Formwechsel der Plastiden. Exptl. cell res., **12**, N 3, 427—506, 1957.
- Wimpenny J. W., Ranlett M., Gray C. T. Repression and derepression of cytochrome biosynthesis in *Escherichia coli*. Biochem. et Biophys. Acta, **73**, N 1, 170—172, 1963.

ВЛИЯНИЕ ИНТЕНСИВНОСТИ ОСВЕЩЕНИЯ НА ПИГМЕНТНУЮ СИСТЕМУ И ОБРАЗОВАНИЕ ПОЛИФОСФАТНЫХ НУКЛЕОТИДОВ У РАСТЕНИЙ КУКУРУЗЫ

Н. Д. Сакало

Украинская сельхозакадемия

Блестяще проведенными экспериментами К. А. Тимирязев показал, что солнечные лучи, поглощаемые хлорофиллом растения, превращаются в другой вид энергии. «Жизнь растения, — писал он, — представляет постоянное превращение солнечного луча в химическое напряжение.»

Особенно значительные успехи в области исследования механизма и энергетики фотосинтеза достигнуты в последнее десятилетие (Арнон, 1949; Годнев, Терентьев, 1951; Теренин, 1951; Калвин, 1962; Красновский, 1962).

Исследованиями Д. Арнона и др. (1961) показано, как в процессе циклического и нециклического фосфорилирования в световой стадии фотосинтеза солнечная энергия превращается в энергию органических соединений. При этом образуется сильный восстановитель, которым является восстановленный трифосфопиридиннуклеотид (ТПН-Н₂), и аденозинтрифосфат (АТФ) — соединение богатое макроэргическими связями. Затем продукты фотофосфорилирования используются в темновых реакциях при ассимиляции углерода растением. Установлено, что основное количество АТФ образуется в световой стадии фотосинтеза при непосредственном участии хлорофилла (Арнон, 1959; Ленингер, 1962; Калвин, 1962). В связи с этим представляет интерес выяснение взаимосвязи между интенсивностью освещения, содержанием пигментов, синтезом органического вещества и образованием богатых макроэргическими связями полифосфатных нуклеотидов.

Известно, что увеличение интенсивности света повышает продуктивность фотосинтеза лишь до определенного предела (Тимирязев, 1948; Ван дер Вин, Мейер, 1962). Притом, у теневых растений увеличение интенсивности фотосинтеза отмечено при повышении мощности светового потока до 1000 кал/дм² час, а у световых — до 2500 кал/дм² час. При дальнейшем увеличении интенсивности света продуктивность фотосинтеза остается на том же уровне (Лебедев, 1961). Повышение интенсивности света сказывается аналогично и на биосинтезе пигментов у растений (Кахнович, 1960).

С целью изучить влияние характера освещения на рост, развитие, пигментную систему и образование полифосфатных нуклеотидов у растений кукурузы, нами в 1963 году был проведен вегетационный опыт в почвенных культурах с гибридной кукурузой ВИР-25.

Таблица 1

Распределение суммарной солнечной радиации по вариантам опыта
(по данным Киевской Гидрометеорологической станции)

Вариант	м а й		и ю н ь		и ю л ь		а в г у с т		с е н т я б р ь	
	кал/см ² за свето- вой день (средн.)	% от 1-го варианта	кал/см ² за свето- вой день (средн.)	% от 1-го варианта	кал/см ² за свето- вой день (средн.)	% от 1-го варианта	кал/см ² за свето- вой день (средн.)	% от 1-го варианта	кал/см ² за свето- вой день (средн.)	% от 1-го варианта
I-й	524,5	100	601,0	100	569,5	100	509,0	100	—	—
II-й	405,0	77,5	470,2	78,8	453,2	80,0	418,5	82,2	—	—
III-й	168,7	32,3	168,8	28,1	155,2	27,4	129,0	25,3	81,7	—

	кал/см ² час (средн.)	% от 1-го варианта	кал/см ² час (средн.)	% от 1-го варианта	кал/см ² час (средн.)	% от 1-го варианта	кал/см ² час (средн.)	% от 1-го варианта	кал/см ² час (средн.)	% от 1-го варианта
I-й	32,7	100	37,6	100	35,5	100	31,8	100	—	—
II-й	45,0	137,7	52,3	139,1	50,4	142,0	46,5	146,0	—	—
III-й	18,7	57,3	18,7	49,8	17,3	48,6	14,4	45,1	9,1	—

Длина вегетационного периода	ккал/см ² за вегет. период	% от 1-го варианта	кал/см ² за свет. день (средн.)	% от 1-го варианта	кал/см ² час (средн.)	% от 1-го варианта
107	59,2	100	558,7	100	34,6	100
81	36,3	61,3	448,5	81,0	49,8	143,9
127	18,0	30,4	142,1	25,7	15,8	45,7

Схема опыта была следующей.

1-й вариант — освещение в течение всего светлого периода суток, продолжительность освещения 16 часов (контроль).

2-й вариант — интенсивное освещение (с 9 до 18 часов), продолжительность освещения 9 часов.

3-й вариант — малоинтенсивное освещение (с 4—5 до 9 час. и с 16 до 20—21 часа), продолжительность освещения 9—10 часов.

Согласно работам Г. А. Тихова (1934), Е. А. Кринова (1939), спектральный состав суммарной солнечной радиации, получаемой горизонтальной поверхностью, практически не зависит от высоты солнца и остается неизменным в течение дня. С уменьшением высоты солнцестояния утром и вечером (вар. 3) происходит постепенное обеднение солнечной радиации сине-фиолетовыми лучами, в результате чего наблюдается покраснение солнечной радиации. Вместе с тем, при уменьшении высоты солнца возрастает относительная доля в суммарной радиации рассеянного света, более богатого сине-фиолетовыми лучами. Возрастание коротковолновой рассеянной радиации в утренние и вечерние часы компенсирует ослабление радиации сине-фиолетового участка спектра солнца. При освещении с 9 до 18 часов (вар. 2) возрастает количество коротковолновых лучей в прямой солнечной радиации, но процент рассеянной радиации, богатой коротковолновыми лучами, в составе суммарной солнечной радиации падает до нуля. Таким образом, спектральный состав суммарной солнечной радиации не претерпевает при изменении высоты солнца (от 10 до 70°) сколько-нибудь существенных изменений (Кондратьев, 1954). С уменьшением высоты солнца интенсивность как прямой, так и рассеянной солнечной радиации резко падает. Спектральный состав и интенсивность суммарной солнечной радиации зависят также от состояния атмосферы.

В таблице 1 приведены данные распределения суммарной солнечной радиации в период вегетации кукурузы с мая по сентябрь 1963 года. При освещении с 9 до 18 часов (вар. 2-й) растения кукурузы получили за вегетационный период на 25—40% меньше суммарной радиации, чем растения 1-го варианта. Однако растения 2-го варианта освещались ежедневно по 9 часов более мощным потоком суммарной солнечной радиации, которая составляла 137—148% от интенсивности светового потока в кал/см²/час на растения 1-го варианта, освещаемые по 16 часов в сутки. Кукуруза утренне-вечернего освещения (вар. 3), несмотря на более длинный вегетационный период (127 дней), получила за период развития всего 30% от суммарной солнечной радиации, полученной растениями 1-го варианта. Интенсивность потока суммарной солнечной радиации в кал/см²/час в период 9-часового утренне-вечернего освещения была наполовину ниже,

Таблица 2

Средняя высота и площадь листьев одного растения кукурузы

Дата опреде- лений	Полное солнечное освещение (контроль)				Освещение с 9 до 18 часов (вар. 2)				Освещение с 4—5 до 9 час. и с 16 до 20—21 часов (вар. 3)			
	см ²	% от конт- роля	см	% от конт- роля	см ²	% от конт- роля	см	% от конт- роля	см ²	% от конт- роля	см	% от конт- роля
27/V	109,6	100	31,8	100	93,1	84,8	29,0	93,6	51,2	46,1	23,5	75,8
6/VI	294,8	100	48,8	100	260,1	88,2	46,3	94,9	88,9	30,2	36,6	75,0
21/VI	1490,5	100	100,0	100	1132,3	75,9	97,0	97,0	305,4	20,4	48,0	48,0
5/VII	2322,0	100	120,0	100	1969,5	84,4	110,0	91,7	941,6	40,5	65,0	54,2
12/VII	2906,0	100	—	—	2848,5	98,0	—	—	1417,2	34,7	85,0	—
24/VII	2907,4	100	149,0	100	2739,4	94,2	127,0	85,2	1825,1	62,8	98,0	65,8
8/VIII	2502,4*	100	170,0	100	2115,2*	96,2	164,0	96,5	1902,0	76,0	100,0	58,8

Примечание: уменьшение листовой поверхности связано с отмиранием нижних листьев в конце вегетационного периода.

чем при 16-часовом освещении (вар. 1), и в три раза меньше, чем при освещении с 9 до 18 часов (вар. 2).

Как видно из таблицы 2, рост и развитие листовой поверхности у растений кукурузы, освещаемых с 9 до 18 часов несколько отставали от растений контрольного варианта, освещаемых в течение всего светлого периода суток. Наступление фаз развития у этих двух вариантов шло одновременно до фазы выметывания метелки. Последняя наступила у растений с укороченным полдненным освещением на 5 дней раньше, чем при

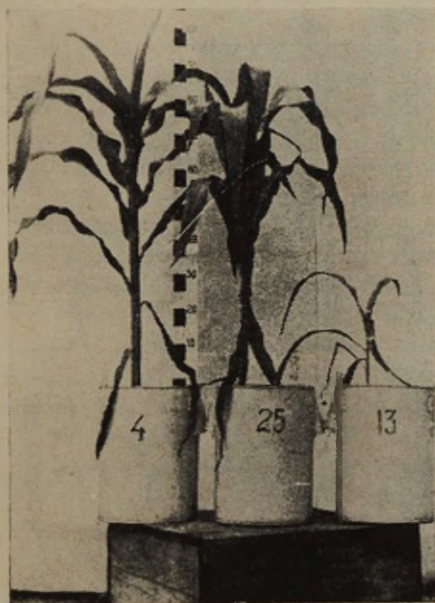


Рис. 1. Растения кукурузы при различной интенсивности освещения.

Вариант 1-й, полное солнечное освещение (сосуд № 4). Вариант 2-й, интенсивное освещение с 9 до 18 часов (сосуд № 25). Вариант 3-й, малоинтенсивное освещение с 4—5 до 9 час. и с 16 до 20—21 часа (сосуд № 13).

16-часовым освещении. Дальнейшее развитие под влиянием укороченного светового дня с более мощным потоком суммарной солнечной радиации в кал/см²час ускорилось и вегетация закончилась на 20 дней раньше, чем у растений контрольного варианта. Освещение кукурузы в утренне-вечерние часы (вар. 3) в течение 9-ти часов вызвало сильное угнетение роста (табл. 2, рис. 1). Так, площадь листовой поверхности в период между

Таблица 3

Динамика содержания пигментов (в мг на 1 м² листовой поверхности)

Дата опреде- лений	Освещение с 4—5 до 20—21 часов (вар. 1)				Освещение с 9 до 18 часов (вар. 2)				Освещение с 4—5 до 9 часов и с 16 до 20—21 часов (вар. 3)			
	хлоро- филл «а»	хлоро- филл «б»	ксанто- филл	каротин	хлоро- филл «а»	хлоро- филл «б»	ксанто- филл	каротин	хлоро- филл «а»	хлоро- филл «б»	ксанто- филл	каротин
27/V	208,8	56,5	33,1	19,6	168,2	68,4	35,6	21,0	103,9	27,6	19,2	13,0
6/VI	237,4	84,0	75,1	27,6	214,1	67,1	66,4	30,0	130,4	40,8	33,8	17,2
21/VI	120,4	35,6	31,3	15,6	135,0	50,0	31,4	17,2	61,9	23,1	11,3	6,7
5/VII	161,7	52,1	36,6	24,1	124,4	50,9	37,1	22,3	66,6	29,8	12,5	9,6
12/VII	101,8	30,3	20,7	16,0	115,4	42,6	23,9	17,4	65,6	27,4	14,1	9,6
24/VII	247,4	72,3	52,1	29,1	242,4	76,6	48,2	26,8	82,2	36,9	15,7	12,1
8/VIII	230,4	64,9	38,7	24,3	242,4	72,1	42,1	24,9	76,1	36,3	11,3	11,2
Фаза развития												
5 лист.	208,8	56,5	33,1	19,6	168,2	68,4	35,6	21,0	130,4	40,9	33,8	17,2
10 лист.	120,4	35,6	31,3	15,6	135,0	50,0	31,4	17,2	66,6	29,8	12,5	9,6
12 лист.	161,7	52,1	36,6	24,1	124,4	50,9	37,1	22,3	65,6	27,4	14,1	9,6
выметыв. метелки	101,8	30,3	20,7	16,0	115,5	42,6	23,9	17,4	76,1	—	11,3	11,2
цветен. метелки	247,4	72,3	52,1	29,1	242,4	76,6	48,2	26,8	119,8	42,5	21,8	15,8

фазами в 5—15 листьев составляла всего 20—30% от контроля. Фазы развития наступали на 20—30 дней позже, чем у растений контроля и 2-го варианта. К концу вегетации растения 3-го варианта вступили лишь в фазу цветения нитей и начали усыхать.

Содержание пигментов определялось в течение вегетационного периода через 10—15 дней, бралась средняя проба со всех фотосинтезирующих листьев. Пигменты разделялись на хлорофилл «а», хлорофилл «б», ксантофилл и каротин методом бумажной хроматографии, расчет произведен в мг на 1 м² листовой поверхности (табл. 3). Из таблицы видно, что сокращение светового дня до 9-ти часов за счет исключения утренне-вечернего освещения не угнетает синтез хлорофилла «а», ксантофилла по сравнению с растениями кукурузы, произрастающими при полном солнечном освещении. Кривые, характеризующие содержание пигментов в мг на 1 м² листовой поверхности у растений кукурузы 1-го и 2-го вариантов, идут на одном уровне, несколько раз пересекаясь (рис. 2, 3). Содержание же хлорофилла «б» во всех определениях выше у растений 2-го варианта. О положительном влиянии интенсивного 9-часового освещения по сравнению с 16-часовым полным солнечным освещением на синтез хлорофилла «б» говорят и меньшие величины отношений хлорофилла «а»: «б» у растений 2-го варианта.

При утренне-вечернем освещении с интенсивностью света 25—30% от дневного потока суммарной солнечной радиации растения кукурузы имели почти наполовину меньшее содержание всех пигментов по сравнению с растениями двух предыдущих вариантов.

Содержание богатых энергией полифосфатных нуклеотидов определялось по суммарному количеству фосфора макросвязей АТФ, АДФ, УТФ, УДФ. Выделение кислоторастворимой фракции нуклеотидов производилось по методике Р. Берквиста (1956) с учетом модификаций, предложенных Институтом физиологии растений им. К. А. Тимирязева АН СССР. Для анализа бралась средняя проба листьев кукурузы, отпрепарированных от средней жилки. Ткань быстро замораживалась твердой углекислотой. Кислоторастворимые органические фосфаты экстрагировались 7—10% HClO₄. Путем посадки на уголь марки «Карболен» ОУ ГОСТ 4453-48 нуклеотиды очищались от веществ ненуклеотидной природы. Элюцию нуклеотидов с угля проводили 0,5% амиаком в 25° этаноле. В работе О. А. Павлиновой (1962) указывается, что в полученной таким образом фракции нуклеотидов основную массу составляют моно-, ди-, три-аденозин и уридин фосфаты. Цитидины и гутанины содержатся в этой фракции в виде следов. Отщепление от нуклеотидов остатков фосфорной кислоты, находящейся в положении 2 и 3, происходит после 7-минутного гидролиза с 2 N HCl при

100° С (Берквист, 1956; Умбрейт и др., 1951). В растении при разрыве этих связей выделяется энергия, используемая в реакциях образования углеводов. Концентрация фосфора после гидролиза определялась колориметрическим способом по Фиске-Суббороу

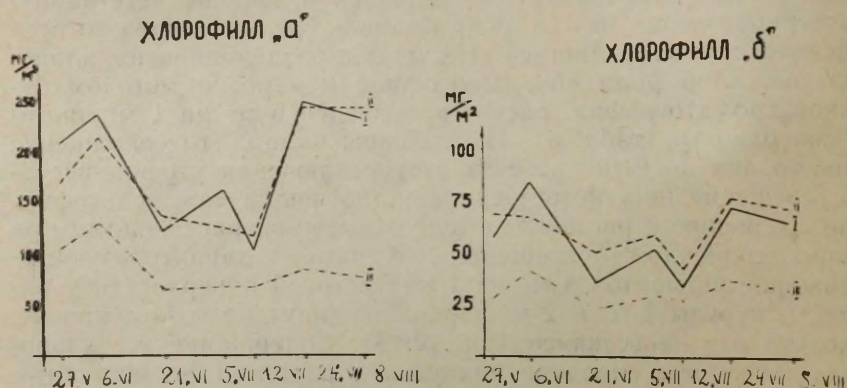


Рис. 2. Динамика содержания хлорофиллов (в мг на 1 м² листовой поверхности).

I — вариант 1-й, полное солнечное освещение; II — вариант 2-й, интенсивное освещение с 9 до 18 часов; III — вариант 3-й, малоинтенсивное освещение с 4—5 до 9 час. и с 16 до 20—21 часа.

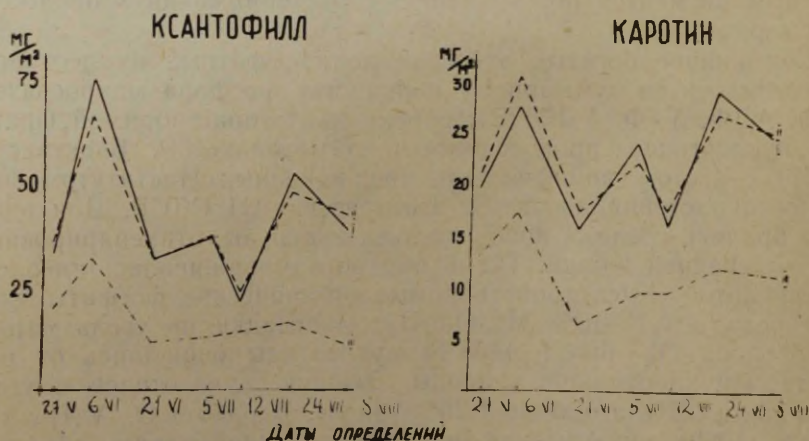


Рис. 3. Динамика содержания каротиноидов (в мг на 1 м² листовой поверхности).

I — вариант 1-й, полное солнечное освещение; II — вариант 2-й, интенсивное освещение с 9 до 18 часов; III — вариант 3-й, малоинтенсивное освещение с 4—5 до 9 час. и с 16 до 20—21 часа.

(1951). Вносились поправки на возможные примеси и наличие неорганического фосфора в исходном растворе путем его колориметрирования с реагентами на Р без предварительного гидролиза.

Из таблицы 4 видно, что растения 9-часового освещения (вар. 2) имеют такое же содержание веществ, богатых макроэргическими связями, что и кукуруза при полном солнечном освещении (вар. 1). В определении, проведенном 15 июля, фос-

Таблица 4

Содержание фосфора макросвязей нуклеотидов в листьях кукурузы

Дата опреде- лений	мг Р на 1000 г сырого в-ва в % от 1-го варианта			γР на одно растение в % от 1-го варианта		
	в а р и а н т ы					
	1-й	2-й	3-й	1-й	2-й	3-й
12/VI	$\frac{5.05}{100}$	—	$\frac{3.58}{69.2}$	$\frac{129}{100}$	—	—
15/VII	$\frac{5.10}{100}$	$\frac{4.97}{97.4}$	$\frac{3.56}{70.8}$	$\frac{312}{100}$	$\frac{309}{99.1}$	$\frac{87}{27.9}$
19/VIII	$\frac{5.13}{100}$	$\frac{5.34}{105.6}$	$\frac{3.87}{71.7}$	$\frac{322}{100}$	$\frac{334}{103.7}$	$\frac{82}{25.5}$
фаза развития — цветение метелки						
	$\frac{5.10}{100}$	$\frac{4.97}{97.4}$	$\frac{3.99}{78.8}$	$\frac{312}{100}$	$\frac{309}{99.1}$	$\frac{174}{55.8}$

фор макросвязей составлял у растений 2-го варианта 97,4%, а 19 августа — 105,6% по сравнению с растениями 1-го варианта. При 9-часовом малоинтенсивном освещении (вар. 3) содержание Р в мг на 1000 г сырого вещества значительно снижается и колеблется в пределах 69,2—71,7% от его содержания у растений 1-го варианта. Аналогичная зависимость содержания полифосфатных нуклеотидов от характера освещения кукурузы отмечена также в одной и той же фазе развития. Так, в фазе цветения метелки отличия между растениями кукурузы, выращенными при полном солнечном освещении (вар. 1) и освещении с 9 до 18 час. (вар. 2) незначительны и составляют соответственно в мг Р на 1000 г сырого вещества — 5,10 и 4,97 и в γР в листьях растения — 31,2 и 30,9. Девятичасовое малоинтенсивное освещение (вар. 3) снижает содержание Р макросвязей в мг на 1000 г сырого вещества листьев кукурузы на 22%

по сравнению с 1-м вариантом. Особенно резко уменьшается количество Р в листьях одного растения, составляя 50—55% от его содержания в листьях кукурузы двух предыдущих вариантов.

В этих же растениях кукурузы определялось накопление сухого вещества по периодам развития.

Из таблицы 5 видно, что накопление сухого вещества в г/см² в сутки в течение вегетационного периода у растений 9-часового освещения (вар. 2) составляло 89,5—99,9% от прироста у растений полного солнечного освещения (вар. 1).

Таблица 5

Прирост сухого вещества (в г на 1 м² листовой поверхности в сутки)

Фаза развития	В а р и а н т ы					
	1-й		2-й		3-й	
	г/м ²	% от 1-го варианта	г/м ²	% от 1-го варианта	г/м ²	% от 1-го варианта
5—10 листьев	8,3	100	7,6	91,6	2,2	26,6
перед цветением	18,6	100	18,1	99,9	3,9	20,9
после цветения	11,4	100	10,2	89,6	1,7	14,9

В условиях 9-часового утренне-вечернего малоинтенсивного освещения (вар. 3) образование полифосфатных нуклеотидов снижается всего на 28—31%, тогда как прирост сухого вещества уменьшается значительно — на 75—85% по сравнению с растениями 1-го варианта. По-видимому, энергия макроэргических связей АТФ и АДФ при слабой интенсивности солнечной радиации и вследствие этого пониженной температуры не используется для синтеза органических веществ в такой степени, как это наблюдается при полном солнечном освещении.

Результаты наших исследований позволяют сделать следующие выводы.

1. На рост и развитие растений кукурузы значительное влияние оказывает интенсивность суммарной солнечной радиации.

2. Интенсивное 9-часовое освещение (с 9 до 18 часов) положительно влияет на развитие, несколько тормозит рост и накопление органического вещества и действует на биосинтез хлорофилла «а», ксантофилла, каротина и образование полифосфатных нуклеотидов у растений кукурузы так же, как и освещение в течение всего светлого периода суток.

3. 9-часовое утренне-вечернее малоинтенсивное освещение отрицательно сказывается на росте, развитии, синтезе пигмен-

тов, образовании богатых макроэргическими связями соединений и накоплении органической массы у растений кукурузы.

4. Накопление полифосфатных нуклеотидов зависит от интенсивности освещения и коррелирует с содержанием пигментов в листьях кукурузы.

Работа проводилась под руководством доктора биологических наук, профессора С. И. Лебедева.

ЛИТЕРАТУРА

- Ван дер Вин Р., Мейер Г. Свет и рост растений. Изд. с. х. лит., журн. и плакатов, М., 1962.
- Годнев Т. Н., Терентьев В. М. Влияние светового режима на формирование пигментов и рост сеянцев некоторых пород. Сб. научн. тр. ин-та биологии АН БССР, 2, 1961.
- Калвин М., Бассем Дж. А. Путь CO_2 в фотосинтезирующем растении. Тр. пятого международного биохимического конгресса. Механизм фотосинтеза. Симпозиум VI. Изд. АН СССР, М., 1962.
- Кахинович Л. В. О накоплении хлорофилла «а» и «б» и изменении размеров и количества хлоропластов в листьях репы в зависимости от разнокачественности света. Доклады АН БССР, т. 4, № 6, 1960.
- Красновский А. А. Фотохимия хлорофилла, состояние и превращение пигментов фотосинтезирующих организмов. Тр. пятого международного биохимического конгресса. Механизм фотосинтеза. Симпозиум VI. Изд. АН СССР, М., 1962.
- Кондратьев К. Н. Лучистая энергия солнца. Гидрометеиздат, Л., 1954.
- Крипов Е. А. Спектральная дневная освещенность горизонтальной поверхности в пределах инфракрасной области спектра. Исслед. по фотометр. и сенсиометр. Сб. ЦНИИ ГАЙК, № 1, 1939.
- Лебедев С. И. Фотосинтез. Изд. УСХА, Киев, 1961.
- Ленингер А. Превращение энергии в клетке. Живая клетка. Изд. ИЛ., М., 1962.
- Павлинова О. А., Афанасьева Т. П. Кислоторастворимые нуклеотиды и фосфорилированные сахара проводящих тканей сахарной свеклы. Физиол. растений, т. 9, вып. 2, 1962.
- Теренин А. П. Фотохимия хлорофилла и фотосинтеза. Баховское чтение. Изд. АН СССР, М., 1951.
- Тимирязев К. А. Избранные сочинения, т. 1, 2, М., 1948.
- Тихов Г. А. Спектральная освещенность горизонтальной поверхности. Сб. статей по аэрофотометрии, № 1, 1934.
- Умбрейт В. В. и др. Манометрические методы изучения тканевого обмена. Изд. ИЛ., М., 1951.
- Arnon Daniel I. Conversion of light into chemical energy in Photosynthesis. Nature, vol. 184, N 4679 (10—21), Saturday, July 4, 1949.
- Bergkvist Rolf. The acid-soluble nucleotides of wheat plants. Acta chemica Scandinavica 10 (1956), 1956.

О ПРОЧНОСТИ СВЯЗИ ХЛОРОФИЛЛА С БЕЛКОМ У НЕКОТОРЫХ СИНЕ-ЗЕЛЕННЫХ ВОДОРОСЛЕЙ

Л. А. Сиренко

Киевский госуниверситет им. Т. Г. Шевченко

В последние годы исследователи начинают уделять все больше внимания изучению вопросов физиологии и биохимии низших растений, в частности водорослей. Анализ литературы показывает, что основная часть работ этого направления посвящена зеленым водорослям, которые с каждым днем все более привлекают внимание самых различных специалистов. Это объясняется не только тем, что зеленые водоросли являются прекрасным объектом для решения ряда теоретических вопросов, но и все более широким использованием их в народном хозяйстве в качестве источника добавочной белково-витаминной биомассы, ценных метаболитов и химического сырья, как способа обеспечения кислородом замкнутого пространства и регенерации отходов производства. Опыт массового культивирования зеленых водорослей в различных странах доказал перспективность введения их в промышленную культуру.

Наряду с выращиванием зеленых водорослей в недалеком будущем значительную перспективу будет иметь промышленное выращивание представителей других водорослей, в частности диатомовых и сине-зеленых. Последние, как известно, играют большую роль в создании плодородия почв, благодаря их удивительной способности осуществлять фотосинтез наряду с азотфиксацией, что открывает значительные перспективы в создании благоприятного азотного баланса на влажных почвах и в условиях орошаемого земледелия. Кроме того, сине-зеленые водоросли могут быть добавочным эффективным источником разнообразных азотистых соединений, витаминов и антибиотиков. И, наконец, эта интересная, но мало изученная группа растений может дать науке новые важные теоретические открытия в области фотосинтеза и азотфиксации, в разработке природы стойкости растений к воздействию неблагоприятных условий внешней среды, в вопросах токсикологии.

В то же время работы, проведенные по культивированию сине-зеленых водорослей (Гусев, 1962; Гусев и Федоров, 1962; Сиренко и Богданова, 1962; Федоров, 1962 и др.), показали, что целенаправленное выращивание значительной биомассы этих растений в культуре невозможно без изучения физиолого-биохимических основ метаболизма у этой своеобразной и сложной растительной группы.

В связи с этим актуальность разработки вопросов биологии развития, физиологии, биохимии, токсикологии сине-зеленых водорослей, а также техники их культивирования в искусственных условиях не вызывает сомнения.

Ознакомление с имеющейся литературой показывает, что изучению физиологии и биохимии сине-зеленых водорослей уделяют значительно меньше внимания, по сравнению с зелеными. По этому вопросу есть ряд экспериментальных работ (Прат, Кубин, 1956; Fredrick, 1959; Garnier, 1962; Gassner, 1962 и др.) и несколько обзоров (Гудвин, 1962; Барашков, 1961, 1963; Гусев, 1962 и др.) по различным разделам. Однако пигментным системам *Cyanophyceae* уделено мало внимания. В то же время своеобразность этой растительной группы в значительной мере определяется специфичностью пигментных систем.

Исследования последних лет (Frei, 1962; Fujita, Hattori, 1962; Проценко, Сиренко, Богданова, Батрак, 1963 и др.) свидетельствуют о том, что пигментные системы *Cyanophyceae*, в частности, их фотосинтезирующая часть в действительности намного сложнее, чем о ней принято думать. В пользу этого, в первую очередь, свидетельствует способность сине-зеленых водорослей осуществлять фотосинтез при наличии только восстановленной формы хлорофилла, в частности, хлорофилла *a*, с участием дополнительных пигментов — каротиноидов и фикобилинового комплекса.

Возможно, что наличие восстановленных и окисленных форм среди фикобилиновых пигментов и разнообразного набора каротиноидов, наличие птерицинов в определенной мере компенсирует отсутствие хлорофилла *b* и создает предпосылки для нормального осуществления фотосинтетических реакций, поскольку в процессе протекания последних дополнительные пигменты могут выступать одним из каналов транспортировки электронов, однако основная роль в этом процессе принадлежит хлорофиллу *a*. Это указывает на вероятность нахождения у сине-зеленых водорослей специфичных особенностей работы хлорофилла *a* и его состояния в условиях отсутствия в хроматоплазме оформленных пластид и окисленной формы зеленого пигмента.

В связи с этим большой интерес приобретает выяснение состояния хлорофилла у сине-зеленых водорослей в зависимости от условий внешней среды, что дает возможность изучить осо-

бенности участия только восстановленной формы зеленых пигментов в фотосинтетических реакциях.

Одним из показателей состояния хлорофилла является прочность связи его с белково-липоидным комплексом.

Исходя из этого, целью наших исследований мы поставили изучение прочности связи хлорофилл-белково-липоидного комплекса в зависимости от условий выращивания культур *Cyano-phyceae*.

Объектом исследования служили ряд альгологически чистых культур сине-зеленых водорослей, в частности, представители родов *Anabaena* (*A. variabilis* Kütz. et *A. Hassalii* (Kütz.) Wittr.), *Phormidium* (*Ph. uncatum* (Ag.) Gom., *Ph. autumnale* (Ag.) Gom., *Ph. bijugatum* Kongiss.), *Microcystis muscicola* (Menengh.) Elenk., *Amorphonostoc punctiforme* (Kütz.) Elenk. Культуры выращивались на различных питательных средах. Всего было испытано свыше 20 жидких и агаризованных питательных сред. Из них наиболее подходящими, универсальными оказались среда Чу № 10 в модификации Джерлоффа и среда Успенского, элективными для отдельных представителей — среды Горюновой и Фицджеральда (Сиренко, Богданова, 1962).

Для создания одинаковых условий выращивания в данном случае все опыты проведены при использовании жидкой среды Чу № 10 в модификации Джерлоффа / $\text{Ca}(\text{NO}_3)_2$ — 0,04 г; K_2HPO_4 — 0,01 г; Na_2CO_3 — 0,025 г; $\text{MgSO}_4 \cdot 7\text{H}_2\text{O}$ — 0,02 г; Na_2SiO_3 — 0,025 г; лимонная кислота — 0,003 г; железо лимоннокислое 0,003 г на 1 л дистиллированной воды/.

Культуры выращивались без продувания в конических колбах объемом 500 мл с 250 мл среды при комнатной температуре на естественном освещении с досвечиванием лампами ДС-40, общая мощность светового потока которых доходила до 20 000 люксов.

Определение прочности связи хлорофилла с белком проводили по методу Осиповой (1953). О величине прочности хлорофилл-белкового комплекса судили по количеству хлорофилла, перешедшего в раствор после настаивания в течение 30 мин. растертой биомассы водоросли с 60% ацетоном в процентах от общего его количества, извлекаемого 85% ацетоном. Чем выше величина указанного отношения, тем меньше прочность связи.

Из имеющегося небольшого выбора доступных методов для определения прочности связи хлорофилл-белкового комплекса — метод Осиповой (1953) и метод Масловой (1959) — мы остановились на первом, поскольку он давал более достоверные сравнительные показатели.

Основное возражение против применения этого метода — неполное ингибирование хлорофиллазной активности 60% ацетоном и образование хлорофиллида — при работе с изучаемыми экстрактами сине-зеленых водорослей оказалось несуществен-

ным. Как показала проверка хлорофиллазной активности исследуемых объектов по методу Судьиной (1958), в течение 30 минут настаивания растертой биомассы водоросли с 60% ацетонном активностью хлорофиллазы практически не обнаруживаются и зеленый пигмент полученного фильтрата идет на хроматограмме в полосе хлорофилла *a*.

Исследования показали, что прочность связи хлорофилл-белкового комплекса у представителей *Cyanophyceae* зависит от вида, возраста, физиологического состояния культуры, условий ее выращивания.

Как видно из данных таблицы 1, с возрастом культуры прочность связи хлорофилл-белкового комплекса увеличивается до определенного этапа. В большинстве случаев отмечена более низкая прочность связи у молодой культуры, по сравнению с более старой. Период наличия максимального показателя прочности связи различен у культур разных видов.

Таблица 1

Прочность связи хлорофилл-белкового комплекса в зависимости от возраста культуры

Культура	Возраст культуры в днях			
	20	30	70	80
<i>Anabaena variabilis</i>	72,0	39,4	43,4	90,1
<i>Anabaena Hassalii</i>	68,6	42,1	37,1	20,3
<i>Amorphonostoc punctiforme</i>	91,3	74,0	50,8	43,2
<i>Amorphonostoc punctiforme</i> n. f.	82,4	62,3	50,7	20,6
<i>Phormidium autumnale</i>	—	—	44,3	21,7
<i>Phormidium uncinatum</i>	53,2	17,4	40,1	52,4
<i>Phormidium bijugatum</i>	—	—	72,0	15,4
<i>Microcystis muscicola</i>	—	—	80,9	46,4

Так, например, у культуры *Anabaena variabilis* период максимальной прочности связи приходится на 30—36 день, дальнейшее выращивание водоросли в этих же условиях не приводит к повышению прочности связи, а, наоборот, вызывает ее ослабление. Наименьший показатель прочности связи отмечается к 50 дню, т. е. к моменту старения и начала отмирания культуры (табл. 2).

Аналогичную картину можно видеть и у других культур, однако переломные моменты в изменении прочности связи наблюдаются в другие сроки, что зависит от темпов развития водоросли.

Истощение питательной среды, вызывающее голодание культуры, влечет за собой снижение общего содержания хлорофилла, ослабляет прочность связи хлорофилл-белкового комплекса,

Таблица 2

Содержание хлорофилла *a* и прочность связи хлорофилл-белкового комплекса у *Anabaena variabilis* в зависимости от возраста

Возраст культуры в днях	Содержание хлорофилла в % к сухому веществу	Прочность связи в про- центах
14	0,152	76,6
23	1,130	72,2
28	0,640	57,0
36	0,198	19,9
46	0,282	82,3

что проявляется в увеличении содержания свободного хлорофилла.

Как видно из данных таблицы 3, у всех без исключения исследуемых культур голодание резко ослабляет прочность связи хлорофилл-белкового комплекса. Интересно отметить, что чем интенсивнее развивается культура, тем быстрее истощается среда, тем сильнее уменьшается прочность связи хлорофилл-белкового комплекса.

Таблица 3

Влияние условий питания на прочность связи хлорофилл-белкового комплекса

Культура	Условия питания	
	Культура нормаль- ная	Культура голо- дающая
<i>Anabaena variabilis</i>	43,4	76,7
<i>Amorphonostoc punctiforme</i>	12,0	19,1
<i>Amorphonostoc punctiforme</i> п. ф.	12,9	32,5
<i>Phormidium autumnale</i>	15,2	39,8
<i>Phormidium bijugatum</i>	5,8	26,1
<i>Phormidium uncinatum</i>	77,0	85,0

Значительное влияние на изменение прочности связи хлорофилл-белкового комплекса оказывает также световой режим.

Как видно из данных таблицы 4, выращивание культуры при более высокой интенсивности освещения (10 000 люксов) снижает содержание хлорофилла и ослабляет прочность хлорофилл-белкового комплекса, по сравнению с более низкой освещенностью (5 000 люксов).

Между прочностью хлорофилл-белкового комплекса и способностью культуры к выделению кислорода в результате фото-

Таблица 4

Влияние интенсивности освещения на содержание хлорофилла и прочность связи хлорофилл-белкового комплекса у *Anabaena variabilis*

Возраст культуры в днях	Освещенность в люксах				
	10 000		5 000		
	Хлорофилл в %	Прочность связи	Хлорофилл в %	Прочность связи	
15	0,100	80,8	0,116	68,8	
23	0,079	72,2	0,134	45,9	
28	0,102	57,0	0,144	22,5	
36	0,020	38,2	0,047	21,5	

химических реакций существует определенная взаимосвязь. В большинстве случаев ослабление прочности связи (голодание культуры, сильное освещение) коррелирует со снижением интенсивности выделения кислорода и совпадает с его повышенным потреблением в темновой период.

Таким образом, полученные данные дают основание сделать вывод, что фотосинтетическая активность культур сине-зеленых водорослей тесно связана с состоянием хлорофилла в хромато-плазме клеток и, в частности, с прочностью связи его с белково-липидным комплексом.

Старение культуры, голодание ее в результате истощения питательной среды, высокая интенсивность освещения ослабляют прочность связи хлорофилл-белкового комплекса, что приводит к увеличению содержания свободного хлорофилла и снижению интенсивности выделения кислорода в результате фотосинтеза.

ЛИТЕРАТУРА

- Барашков Г. К. Химия сине-зеленых водорослей (*Cyanophyceae*). Ботанический журнал, т. XLVI, 3, 1961.
- Барашков Г. К. Химия водорослей. Изд. АН СССР, 1963.
- Гудвин Т. В. Сравнительная биохимия каротиноидов. Труды V Международного биохимического конгресса. Эволюционная биохимия. Симп. III, Изд. АН СССР, М., 1962.
- Гусев М. В. Сине-зеленые водоросли. Микробиология, т. XXX, в. 6, 1961.
- Гусев М. В. К вопросу о получении максимальных урожаев сине-зеленой водоросли *Anabaena variabilis* в лабораторных культурах. Бюллетень Московского об-ва испытателей природы. Отдел. биол., 3, 1962.
- Гусев М. В., Федоров В. Д. Изучение состояния морфологически дифференцированных клеток в развивающихся культурах сине-зеленых водорослей с помощью трифенил-тетразолий-хлорида (ТТХ). Бюллетень Московского об-ва испытателей природы. Отдел. биол., 3, 1962.

- Маслова Т. Г. Извлекаемость хлорофилла петролевым эфиром из листьев растений различных систематических групп. Ботанический журнал, т. 44, № 3, 1959.
- Осипова О. П. О белковом компоненте хлорофилл-белкового комплекса. Труды Ин-та физиологии раст. им. К. А. Тимирязева, т. 8, в. 1, 1953.
- Прат С., Кубин Ш. Ассимиляция и дыхание термофильных сине-зеленых водорослей. Физиология растений, т. 3, в. 6, 1956.
- Проценко Д. Ф., Сиренко Л. А., Богданова Т. Л., Батрак А. П. Пигментные системы культуральных форм сине-зеленых водорослей. Ботанический журнал, т. XLVIII, 1963.
- Сиренко Л. А., Богданова Т. Л. К методике лабораторного культивирования сине-зеленых водорослей. Сине-зеленые водоросли и их роль во внутренних водоемах СССР. Тезисы научного совещания 10—15 сентября 1962 года. Изд. АН УССР, Киев, 1962. Труды Института биологии водохранилищ АН СССР. Борок, 1964.
- Судьїна О. Г. Утворення та накопичення хлорофілу в залежності від активності хлорофілази. Праці Одеського ун-ту. Зб. молодих вчених ун-ту, т. 148, № 3, 1958.
- Федоров В. Д. К вопросу о закономерности отмирания клеток в размножающихся культурах сине-зеленых водорослей. Бюлл. Москв. об-ва испытат. природы. Отдел. биол., 3, 1962.
- Fredrick J. F. Comparative evolutionary aspects of polyglucoside synthesizing enzymes. *Physiol. plantarum*, 12, N 3, 1959.
- Frei Y. F. The derivative absorption spectra of chlorophyll in algae and leaves at low temperatures. *Biochim. et Biophys. acta*, 57, N 1, 1962.
- Fujita Y., Hattori A. Changes in composition of cellular material during formation of phycobilin chromoproteids in a bluegreen alga, *Tolypothrix tenuis*. *J. Biochem.*, 52, N 1, 1962.
- Garnier J. Action de la température sur le renouvellement des différents pigments d'*Oscillatoria subbrevis* Schmidle (*Cyanophycées*), à la lumière. *C. r. Acad. Sci.*, 254, N 12, 1962.
- Gassner E. On the pigment absorbing at 750 mμ occurring in some blue-green algae. *Plant Physiol.*, 37, N 5, 1962.

О ФОТОСИНТЕТИЧЕСКОМ ИСПОЛЬЗОВАНИИ СОЛНЕЧНОЙ РАДИАЦИИ СЕЛЬСКОХОЗЯЙСТВЕННЫМИ КУЛЬТУРАМИ

А. П. Ларин

Украинская сельхозакадемия

Известно, что одним из основных условий получения максимальных урожаев сельскохозяйственных культур является создание оптимального светового режима в посевах. В связи с этим значительный интерес представляет вопрос о направлении посевных рядков по отношению к странам света (Виткевич, 1941, 1941а; Шаин, 1960; Ничипорович, 1963).

При рядовом посеве сельскохозяйственных культур с ориен-

тацией рядков с востока на запад в полдневные часы, когда фотосинтетически активная радиация (ФАР) наиболее богата коротковолновыми лучами большой интенсивности, растения освещаются лучше, так как лучи падают перпендикулярно направлению рядков.

В утренне-вечерние же часы низкого солнцестояния, когда коротковолновых лучей мало, а преобладают длинноволновые, растения притеняют друг друга в ряду. При ориентации рядков с севера на юг, наоборот, растения лучше освещаются в утренне-вечерние часы, а в полдневные часы притеняют друг друга.

В. И. Виткевич (1941) экспериментально показал, что при посеве пшеницы, овса, ячменя (растения длинного дня) рядами, ориентированными с севера на юг, можно получить прибавку урожая на 15—25%. Кукуруза (растение короткого дня) быстрее развивалась при широкорядном посеве с размещением рядов с востока на запад (Шаин, 1960).

Нами в 1962 году были начаты исследования использования солнечной энергии кукурузой при новом прогрессивном пунктирном способе посева с различной ориентацией рядков:

- с севера на юг (С—Ю);
- с востока на запад (В—З);
- с северо-востока на юго-запад (СВ—ЮЗ);
- с северо-запада на юго-восток (СЗ—ЮВ) и
- квадратно-гнездовой посев (Кв-гн).

Опыты проводились на опытном поле УСХА «Теремки» (Киев) с кукурузой — гибрид Буковинский 3. Площадь питания растений: в 1962 году при пунктирном посеве — 60×30 см, при квадратно-гнездовом — 60×60 см по 2 растения в гнезде; в 1963 году на пунктирном посеве — $70 \times 28,6$ см, на квадратно-гнездовом — 70×70 см в среднем по 2,5 растения в гнезде. На одном гектаре во всех вариантах оставлялось по 50 тыс. растений.

Изучение пространственной ориентации листьев показало, что при различной ориентации рядков кукурузы листья в период вегетации размещаются по-разному (рис. 1). Сплошной линией обозначена ориентация листьев утром (7^{40} —9 час.), пунктиром — ориентация листьев в вечерние часы (18^{20} —20 час.); по радиусу — количество листьев в процентах. Измерения проводились в начале фазы выметывания метелок в солнечную безветренную погоду с помощью компаса, шкала которого была разделена на 16 равных частей. Бралось по 60 отсчетов азимута листа утром и вечером в течение 3-х дней. Всего проведено 360 измерений (по 180 измерений утром и вечером). Предполагалось, что если в течение дня ориентация листа изменяется, то это лучше всего наблюдать по третьей верхней части его. Поэтому перед работой отбирались по 15 среднеразвитых растений с каждого варианта, в середине

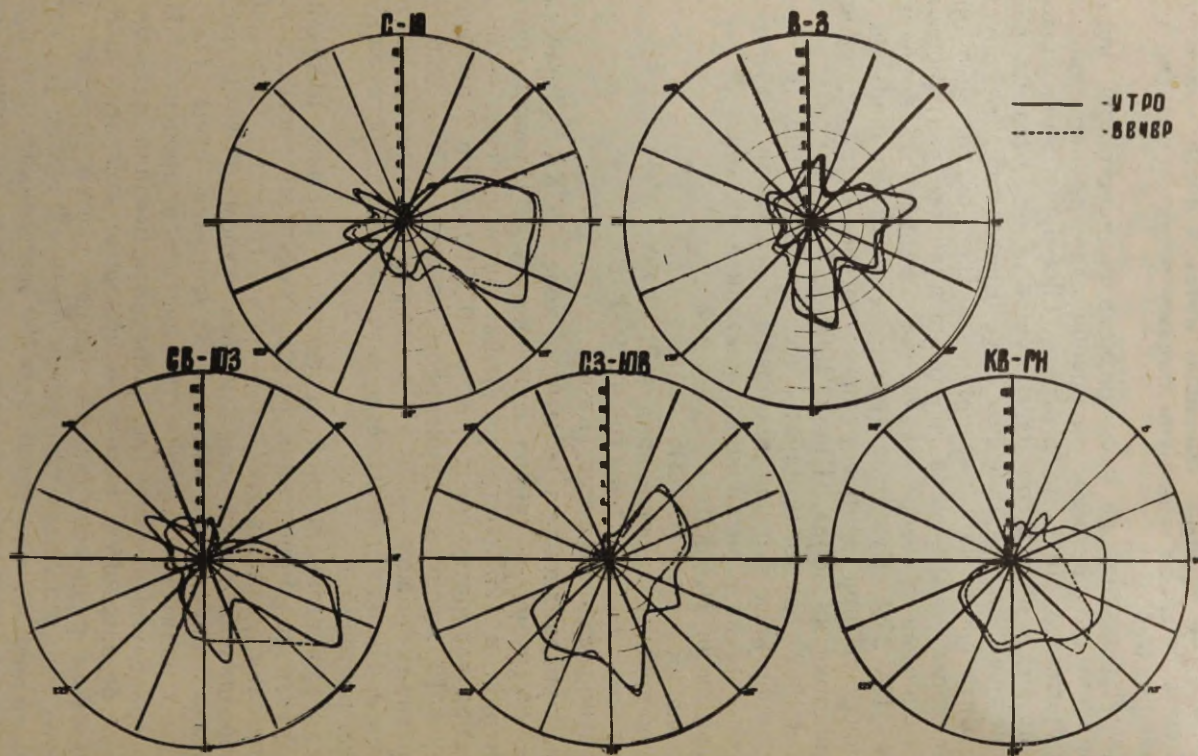


Рис. 1. «Роза» ориентации листьев кукурузы при различном расположении посевных рядков.

третьей верхней части 4-х верхних полностью сформировавшихся листьев каждого растения отмечалась точка измерений. Для контроля характерности показателей взятых 60-ти измерений по каждому варианту дополнительно было проведено по 152 измерения (38 растений) в утренние часы.

На рисунке 1 можно видеть общую закономерность ориентации листьев по вариантам: основная масса их ориентирована на восток и на юг. Северного и западного направления листья как бы стараются избегать.

Представляет интерес также то, что «роза» ориентации листьев компактней в вариантах В—З и Кв-гн. В вариантах С—Ю и СЗ—ЮВ «роза» ориентации листьев наиболее однобокая.

Изменения в ориентации листьев утром (на рис. 1 — сплошная линия) и вечером (пунктирная линия) нельзя считать значительными.

В вариантах С—Ю и В—З проведено определение угла наклона листьев кукурузы по отношению к вертикальной оси. Измерения проводились в начале фазы выметывания метелок в солнечные безветренные дни с помощью приспособления для измерения угла наклона листьев, схема которого позаимствована в Отделе физики атмосферы Института физики и астрономии АН СССР. Угол измерялся в середине третьей верхней части 4-х верхних полностью сформировавшихся листьев каждого растения. Безусловно, это не дает полной характеристики угла наклона по всей длине листа. Однако таким образом можно получить показатели, характеризующие средний угол по длине листа.

По вариантам С—Ю и В—З было проведено по 400 измерений. Средний угол листа в измеряемой точке по отношению к вертикальной оси оказался равен: вариант С—Ю — $52,26^\circ$, вариант В—З — $56,90^\circ$.

По другим вариантам было проведено недостаточное количество измерений, так как неблагоприятные климатические условия (дождь, ветер) помешали дальнейшим наблюдениям. Однако обращает внимание то, что при 112 измерениях на варианте Кв-гн средний угол оказался равен $46,9^\circ$.

Из приведенных данных видно, что третья верхняя часть листьев в варианте В—З располагается более горизонтально, нежели в варианте С—Ю. На основании этого мы можем считать, что листья в варианте В—З расположены более вертикально, чем листья в варианте С—Ю.

В связи с этим представляют интерес данные работы японского ученого Тсуноды, приведенные А. А. Ничипоровичем (1963). Тсунода установил, что наиболее продуктивными являются те сорта риса, у которых листья расположены более вертикально.

В наших опытах более вертикальное расположение листьев в варианте В—З не приводило, очевидно, к быстрому и слишком сильному взаимному затенению листьев в период вегетации, за счет чего имелаась возможность нарастания дополнительной листовой поверхности на посевах (табл. 1).

Таблица 1

Динамика нарастания площади листьев

Варианты	Площадь листьев (тыс. м ² /га) 1962 г.			Площадь листьев (тыс. м ² /га) 1963 г.		
	Количество дней после всходов					
	31	43	53	38	47	65
С—Ю	5,5	17,9	25,5	9,4	15,1	23,3
В—З	6,3	19,6	27,3	10,9	17,1	26,8
СВ—ЮЗ	7,2	21,6	31,3	12,0	17,3	26,7
СЗ—ЮЗ	—	—	—	9,3	15,8	24,4
Кв-гн	5,0	17,7	26,2	8,1	15,0	24,2

Большая листовая поверхность в варианте В—З по сравнению с вариантом С—Ю способствовала более эффективному использованию ФАР в течение вегетационного периода. В таблице 2 приведены коэффициенты поглощения ФАР посевами в период вегетации. Измерения проводились прибором Б. И. Гуляева. Вдоль делянок (15,9 м длина, 6,3 м ширина) прокладывались (шпалатом) через каждый метр по 5 проходов. На каждый проход при измерении затрачивалось точно 30 секунд. На повторенный дважды 5-разовый проход по делянке затрачивалось 5 минут. Таким образом на каждое измерение проникающей ФАР через посев на почву (Р), отраженной системой почва + растений (R) и отраженной почвой (R'), затрачивалось по 5 минут (табл. 2).

Таблица 2

Коэффициент использования ФАР кукурузой (1963 г.)

Варианты	На 37-й день после всходов	На 45 день после всходов	На 57 день после всходов	На 66 день после всходов
С—Ю	0,39	0,49	0,65	0,66
В—З	0,44	0,55	0,68	0,68

Перед началом измерений и через каждые 5 минут контролировалась общая падающая на посев ФАР. После чего по формуле

$$T = 1 + A_{R'} - A_R - Q_P$$

определяется коэффициентом поглощения ФАР посевами.

В формуле: T — коэффициент использования ФАР посевом; A_R — альbedo системы почва + растение; $A_{R'}$ — альbedo системы почва; Q_P — фактор пропускания ФАР посевом.

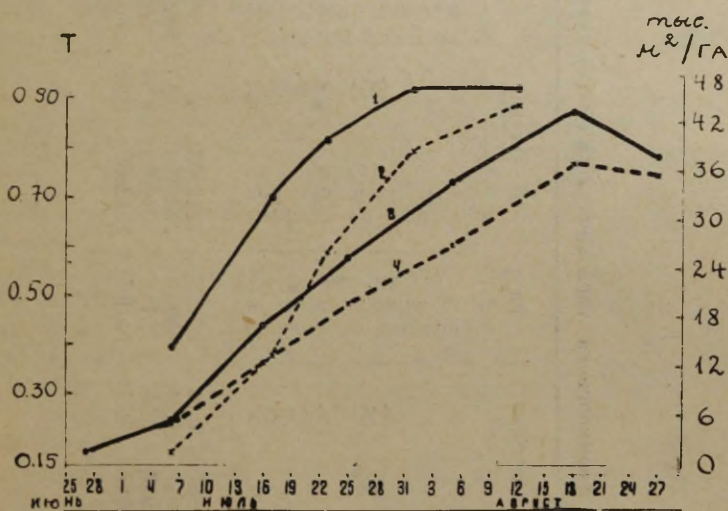


Рис. 2. Динамика роста площади листьев и коэффициента использования ФАР посевами сои.

- 1 — коэффициент использования ФАР пунктирным посевом;
- 2 — коэффициент использования ФАР квадратно-гнездовым посевом;
- 3 — площадь листьев при пунктирном посеве;
- 4 — площадь листьев при квадратно-гнездовом посеве.

Измерения проводились только в безоблачные дни при средней высоте солнца над горизонтом 50° . Это время выбрано с той целью, чтобы в период измерений тени от растений в вариантах С—Ю и В—З падали на междурядье под одинаковым углом к линии направления своего рядка.

Определение коэффициента энергетической эффективности формирования урожайности (таблица 3) показало, что растения в варианте В—З и особенно в варианте СВ—СЮ эффективнее используют солнечную энергию, чем в вариантах С—Ю и Кв-гн.

Калорийность листьев, стеблей, зерна определялась с помощью водяного калориметра по методике М. Ф. Томмэ (1956).

Таблица 3

Коэффициент энергетической эффективности формирования урожайности (КЭЭФУ) кукурузы (1962 г.)

Варианты	Фаза 5—6 листьев			Фаза 6—8 листьев			Фаза 8—10 листьев			При уборке (полная спелость зерна)		
	Накоплено энергии в виде урожая (млн. кал. на га)	Выпало до этого периода ФАР (млн. кал. на га)	КЭЭФУ (%)	Накоплено энергии в виде урожая (млн. кал. на га)	Выпало до этого периода ФАР (млн. кал. на га)	КЭЭФУ (%)	Накоплено энергии в виде урожая (млн. кал. на га)	Выпало до этого периода ФАР (млн. кал. на га)	КЭЭФУ (%)	Накоплено энергии в виде урожая (млн. кал. на га)	Выпало до этого периода ФАР (млн. кал. на га)	КЭЭФУ (%)
С—Ю	1207,8	778624	0,16	3023,0	1060957	0,29	5522,7	1343290	0,40	58256,6	2836290	2,05
В—З	1559,0	778624	0,20	3555,5	1060957	0,34	6860,6	1343290	0,50	62553,0	2836290	2,21
СВ—ЮЗ	1720,3	778624	0,22	3742,2	1060957	0,35	7618,0	1343290	0,51	66015,6	2836290	2,33
КВ—ГН	1064,8	778624	0,14	2834,7	1060957	0,27	6016,5	1343290	0,40	60016,3	2836290	2,12

Суммарное количество ФАР бралось по Киеву, данные относительно количества падающей в течение вегетационного периода ФАР заимствованы из работы Ю. К. Росса, Х. Тооминга и др. (1963).

Существенной разницы в содержании пигментов — хлорофилла «а», хлорофилла «в», каротина и ксантофилла — в двух верхних листьях, определяемых в фазе 6—8 листьев и начала выметывания метелок, не обнаружено.

Кроме того, нами изучается использование солнечной энергии соей 'Кировоградская 4' при пунктирном (60×15 см) и квадратно-гнездовом посеве (60×60 см, по 4 растения в гнезде).

На рис. 2 показаны кривые нарастания площади листьев и коэффициента использования ФАР посевами (Т).

Площадь листьев измерялась фотоэлектропланиметром (УСХА), Т измерялся с помощью прибора Б. И. Гуляева по методике, в принципе не отличающейся от указанной ранее в этой статье.

Посевы сои с квадратно-гнездовым размещением растений в период вегетации имеют меньшую листовую поверхность (кривая 4), нежели при пунктирном посеве (кривая 3), вследствие чего ФАР используется более эффективно соей при пунктирном размещении растений. Это подтверждают и данные таблицы 4.

Таблица 4

Динамика нарастания абсолютно сухой массы сои
(в ц/га, 1963 г.)

Варианты	Количество дней после всходов				
	30	39	49	58	69
Пунктирный посев	1,4	4,1	11,0	18,4	26,6
Квадратно-гнездовой посев	1,0	3,6	8,7	16,0	22,0

Из таблицы 4 видно, что урожайность сои при пунктирном посеве в течение вегетации в среднем на 18—20% выше, чем при квадратно-гнездовом посеве.

Выводы

1. Для пунктирного посева кукурузы направление рядков по отношению к странам света имеет существенное значение.

При посеве кукурузы рядками с востока на запад «роза» ориентации листьев в период вегетации более компактная, чем

в рядках, посеянных с севера на юг. Выделяется компактностью и «роза» ориентации листьев квадратно-гнездового посева.

Третья верхняя часть «работающих» листьев в посевах с размещением рядков с востока на запад располагается на $4-5^\circ$ горизонтальнее, чем при посеве с севера на юг. Это дает основание предполагать о более вертикальном расположении листьев в рядках, ориентированных с востока на запад, что способствует увеличению площади листьев на 8—10% по сравнению с ориентацией рядков с севера на юг и повышает коэффициент использования падающей ФАР в период вегетации.

2. Коэффициент энергетической эффективности формирования урожайности кукурузы в период полной спелости зерна составляет при ориентации рядков с востока на запад — 2,21% (при этом урожай зерна составил 89,2 ц/га), с северо-востока на юго-запад — 2,33% (урожай зерна — 93,2 ц/га), а с севера на юг — 2,05% (урожай зерна — 80,4 ц/га), что свидетельствует о различной эффективности использования падающей ФАР пунктирным посевом кукурузы с различной ориентацией рядков.

3. Посевы сои с пунктирным размещением растений по сравнению с квадратно-гнездовым посевом в период вегетации имеют на 18—20% большую листовую поверхность, вследствие чего коэффициент использования ФАР более чем на 20% выше, а урожай сухой массы в период вегетации был выше на 20%.

4. Применение передовых агротехнических методов создания оптимальных световых режимов в посевах создает большие возможности повышения эффективности использования солнечной радиации сельскохозяйственными культурами.

Работа выполнена под руководством доктора биологических наук, профессора С. И. Лебедева.

ЛИТЕРАТУРА

- Постановление ЦК КПСС и Совета Министров СССР «О мерах по дальнейшему развитию биологической науки и укреплению ее связи с практикой». Январь 1963 г.
- Виткевич В. И. Направление сева. Доклады ВАСХНИЛ, вып. 6, 1941.
- Виткевич В. И. О направлении рядков при посеве сельскохозяйственных растений. Опытная агрономия, № 2, 1941а.
- Леман В. М. Курс светокультуры растений. М., 1961.
- Молдау Х., Росс Ю., Тооминг Х., Ундла И. Географическое распределение фотосинтетически активной радиации (ФАР) на территории Европейской части СССР. Сб. «Фотосинтез и вопросы продуктивности растений». Изд-во АН СССР, 1963.
- Ничипорович А. А. О путях повышения продуктивности фотосинтеза растений в посевах. Сб. «Фотосинтез и вопросы продуктивности растений». Изд-во АН СССР, 1963.
- Ничипорович А. А., Строганова Л. Е., Чмора С. Н., Владова М. П. Фотосинтетическая деятельность растений в посевах. Изд-во АН СССР, 1961.
- Томмэ М. Ф. Методика определения калорийности кормов и веществ. М., 1956.
- Шани С. С. Свет и развитие растений. Изд-во «Знание», 1960.

VI. ГЕНЕТИКА И СЕЛЕКЦИЯ РАСТЕНИЙ

ФИЗИОЛОГИЧЕСКИЕ И БИОХИМИЧЕСКИЕ ОСОБЕННОСТИ ФОРМИРОВАНИЯ УРОЖАЯ У ГЕТЕРОЗИСНЫХ ГИБРИДОВ КУКУРУЗЫ

Д. И. Остапенко

Украинская сельхозакадемия

Внедрение в производство гетерозисных гибридов является одним из высокоэффективных способов повышения урожайности сельскохозяйственных культур.

Однако в мичуринской агробиологической науке и в зарубежной биологии до настоящего времени нет общепринятой теории, объясняющей природу явления гетерозиса, которое, как известно, выражается в способности гибридов первого поколения значительно превосходить своих родителей по силе роста, темпам развития и продуктивности, устойчивости к ряду неблагоприятных факторов произрастания.

Гибриды характеризуются в большинстве случаев повышенной жизненностью.

Физиологические и биохимические исследования гетерозисных форм и их родителей открывают пути изучения обмена веществ в сложном биологическом процессе, возникающем при соединении гамет и вызывающем вспышку жизненности, повышение продуктивности гибридного организма.

Изучение различий между гетерозисными гибридами и их родительскими формами производилось рядом исследователей. В частности исследовался фотосинтез (Быстров и др., 1956; Доровская, 1962; Овечкин и др., 1959; Рубцова, 1960), дыхание (Быстров и др., 1956; Доровская, 1962; Рубцова, 1960), содержание хлорофилла (Лозова, 1961; Шульгин и др., 1961), скорость передвижения C^{14} (Эйдельман и др., 1957), активность окислительных ферментов (Молокоедова, 1962; Овечкин и др., 1959; Рубцова, 1960) и некоторых других показателей у гибридов и их родительских форм.

В данной статье излагаются результаты трехлетних исследований физиологических и биохимических особенностей гетерозиса у кукурузы.

Таблица 1

Листовая поверхность у гибридов кукурузы и их родительских форм
(в дм² на 1 растение). Опыт 1962 г.

Гибриды, родительские формы	Периоды определений						
	30/V—22/VI фаза 7 листьев	22/VI—10/VII фаза 10 листьев	10/VII—27/VII выметыва- ние метелки	27/VII—13/VIII начало мо- лочной спе- лости	13/VIII—28/VIII молочная спелость	28/VIII—10/IX молочно- восковая спелость	10/IX—25/IX восковая спелость
Глория Янецкого	2,04	7,43	24,76	37,34	36,57	30,83	29,43
Линия ВИР-44	1,26	6,19	22,05	28,77	27,22	25,88	27,56
Буковинский	2,46	9,27	28,54	36,24	37,73	37,80	33,14

	Периоды определений						
	30/V—29/VI фаза 9 листьев	29/VI—17/VII фаза 10—12 листьев	17/VII—6/VIII выметы- вание метелки	6/VIII—27/VIII молочная спелость	27/VIII—10/IX молочно- восковая спелость	10/IX—25/IX начало восковой спелости	
Линия ВИР-26	1,86	6,91	20,46	25,32	24,70	22,97	
Линия ВИР-27	1,43	6,36	20,54	25,10	22,04	19,10	
Гибрид Искра	1,94	8,44	25,07	30,12	28,43	25,90	
Гибрид ВИР-25	2,90	12,13	33,78	40,99	39,66	34,45	

Объектом исследования были двойной межлинейный гибрид ВИР-25, сортолинейный гибрид Буковинский 3, межлинейный гибрид № 745 (УСХА) и их родительские формы. Растения гибридов и их исходные формы выращивались в одинаковых условиях на опытном поле УСХА «Теремки». Посев — квадратно-гнездовой (60×60 см), по 2 растения в каждом гнезде.

Определение листовой поверхности растений производилось весовым методом (А. А. Ничипоровича и сотр., 1961), а в опыте 1963 г. при помощи фотоэлектронного планиметра (УСХА); коэффициент поглощения фотосинтетически активной радиации посевом (ФАР) — прибором Б. И. Гуляева; продуктивность фотосинтеза — по приросту сухого вещества (Ничипорович, 1955); количество фотосинтетических пигментов методом хроматографии на бумаге; активность каталазы методом Х. Н. Починка (1956); активность пероксидазы и полифенолоксидазы по методу Кейлин и Манна (1938); содержание нуклеиновых кислот спектрофотометрическим методом по пуриновым основаниям (Нетупская и др., 1960).

Сравнительное изучение площади листовой поверхности у гибридов и их родительских форм показало (табл. 1), что уже в первые фазы развития гибриды характеризуются более быстрым ростом листовой поверхности, чем самоопыленные линии. Это различие наблюдается на протяжении всего вегетационного периода.

Полученные нами результаты свидетельствуют о том, что величина урожая находится в прямой зависимости от хода роста растения, площади его листовой поверхности и продуктивности фотосинтеза.

Наличие прямой связи между величиной площади листьев и урожаем отмечалось во многих работах (Носатовский и др., 1934; Бегишев, 1953; Ничипорович и др., 1961).

Интенсивное развитие листовой поверхности гибридов увеличивает и процент поглощения фотосинтетически активной радиации (ФАР) посевами гибридов в сравнении с их исходными формами.

Из таблицы 2 видно, что более развитая листовая поверхность гибридов в сравнении с их родительскими формами повышает и коэффициент поглощения фотосинтетически активной радиации, а следовательно увеличивается и продуктивность посева гибридов.

Более важным показателем интенсивности роста растений является чистая продуктивность фотосинтеза, представляющая отношение суточного прироста сухой массы к площади листьев.

Из данных рис. 1 видно, что продуктивность фотосинтеза у гибрида Буковинский 3 и его родительских форм увеличивается в начале вегетации прямо пропорционально величине листовой поверхности, достигая максимума к периоду цветения и обра-

Таблица 2

Коэффициент поглощения фотосинтетически активной радиации посевами гибридов кукурузы и их родительских форм и средний размер листовой поверхности одного растения (в фазе цветения). Опыт 1963 г.

	Коэффициент поглощения ФАР	Средний размер листовой поверхности одного растения (в см ²)
Глория Янецкого	0,62	4635
Линия ВИР-44	0,54	3680
Гибрид Буковинский 3	0,66	4834
Линия ВИР-26	0,55	4222
Линия ВИР-27	0,50	3682
Гибрид Искра	0,58	4656
Линия ВИР-28	0,47	2120
Линия ВИР-29	0,50	3426
Гибрид Идеал	0,62	5565
Гибрид ВИР-25	0,63	6051

зуя в это время 14—16 г/м² у гибрида Буковинский 3 и 10—12 г/м² сухого вещества в сутки у инцухт-линии ВИР-44.

В период цветения и до начала налива зерна наблюдается некоторая депрессия в ходе прироста сухой массы кукурузы, что отражается на показателях чистой продуктивности фотосинтеза.

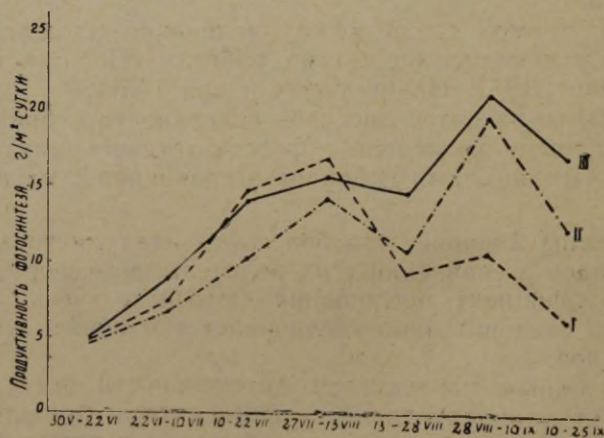


Рис. 1. Продуктивность фотосинтеза гибрида Буковинский 3 и его родительских форм.
I — сорт 'Глория Янецкого'; II — линия ВИР-44;
III — гибрид Буковинский 3.

В дальнейшем при наливе зерна суточный прирост сухого вещества снова возрастает. Особенно интенсивный прирост наблюдается у гибрида Буковинский 3, склонного к хорошему развитию початков, и достигает до 20 г на 1 м² листовой поверхности в сутки. Интересно отметить, что прирост сухого вещества стеблей в это время практически падает и даже вес их уменьшается в результате оттока пластических веществ из стебля в репродуктивные органы (початки).

Очень важно, чтобы высокая продуктивность фотосинтеза была направлена на формирование наиболее ценной части урожая кукурузы — зерна.

В таблице 3 приводятся коэффициенты эффективности формирования хозяйственной части урожая ($K_{хоз}$) в фазе восковой спелости. Для вычисления $K_{хоз}$ бралось отношение абсолютно-сухого вещества зерна к весу общей массы только надземной части растения.

Таблица 3

Величина $K_{хоз}$ гибридов и их исходных форм
(в фазе восковой спелости). Опыт 1962 г.

	Средний сухой вес одного растения (в г)		$K_{хоз}$
	вес всего растения	в том числе зерна	
Глория Янецкого	344,34	115,32	0,34
Линия ВИР-44	317,05	100,10	0,32
Гибрид Буковинский 3	518,91	231,12	0,44
Линия ВИР-26	212,10	76,84	0,36
Линия ВИР-27	193,97	50,60	0,26
Гибрид Искра	331,78	142,03	0,43

Из таблицы 3 видно что у гибридов Буковинский 3 и Искра $K_{хоз}$ значительно выше, чем у родительских форм. Увеличение $K_{хоз}$ у гибридов происходит вследствие более высокой продуктивности фотосинтеза, лучшего развития початков и большей их озерненности.

В связи с многосторонними функциями фотосинтетических пигментов растений и положительной их роли в ростовых процессах и процессах плодообразования (Радченко и др., 1961; Лебедев, 1953) представлялось важным изучить динамику содержания хлорофилла и каротиноидов у гетерозисных гибридов и их исходных форм.

Данные некоторых авторов свидетельствуют о максимальном количестве хлорофилла у кукурузы в листьях, в пазухе которых

формируются продуктивные початки (Благовещенский и др., 1959; Шульгин и др., 1962). Нами были проведены исследования содержания хлорофилла «а», хлорофилла «в», каротина и ксантофилла у этих листьев.

Гибриды кукурузы по количеству хлорофилла «а», хлорофилла «в», каротина и ксантофилла либо занимают промежуточное положение, что отмечалось нами раньше (Остапенко, 1962), либо характеризуются повышенным содержанием всех пигментов.

Это подтверждает высказывания В. Н. Любименко и А. Паламарчука (1916), А. А. Кузьменко (1928) и других авторов о том, что количество хлорофилла в листе является наследственным свойством растения и что это свойство передается в одинаковой мере гибридному потомству как материнской, так и отцовской формой (Miller, Johnson, 1940).

Высокое содержание пигментов у гибридов связано с более мощным развитием у них тканей листовой паренхимы, в пластидах которой содержится и большее количество всех фотосинтетических пигментов на единицу листовой поверхности.

Таблица 4

Активность каталазы (в мл H_2O_2 , разлагаемой 1 г исследуемого вещества в течение 1 мин.) в листьях гибридов и их родительских форм

	Фаза 7—9 листьев		Цветение	
	Активность каталазы	Влажность (в %)	Активность каталазы	Влажность (в %)
Глория Янецкого	22,0	85,80	10,0	73,92
Линия ВИР-44	37,0	86,40	13,6	74,00
Гибрид Буковинский 3	25,5	85,60	11,8	73,92
Линия № 123	25,1	86,40	15,9	76,72
Линия № 19	36,0	87,00	27,3	77,59
Гибрид № 745	36,1	86,80	27,5	79,00

Исследование ферментной системы (каталазы, пероксидазы, полифенолоксидазы) в листьях гибридов Буковинский 3, гибрида № 745 и их родительских форм показало (табл. 4 и 5), что у гибрида Буковинский 3 активность каталазы значительно ниже, чем у самоопыленной линии ВИР-44, что подтверждается и другими литературными данными о высокой активности этого фермента у инцухт-линий (Овечкин и др., 1959).

Межлинейный гибрид № 745 по активности этого фермента не уступает своей родительской форме инцухт-линии № 19.

По активности пероксидазы гибриды стоят ниже своих исходных форм.

Таблица 5

Активность пероксидазы и полифенолоксидазы (в мг пурпуругаллина на 1 г сырого веса) в листьях гибридов и их родительских форм

	Фаза 7—9 листьев			Цветение		
	Перок- сидаза	Полифе- нолок- сидаза	Влаж- ность (в %)	Перок- сидаза	Полифе- нолок- сидаза	Влаж- ность (в %)
Глория Янецкого	8,51	2,00	85,80	19,95	3,57	73,92
Линия ВИР-44	8,91	1,06	86,40	18,90	3,57	74,00
Гибрид Буковин- ский 3	4,28	3,57	85,60	17,65	5,00	73,92
Линия № 123	4,32	2,85	86,40	19,95	3,57	76,72
Линия № 19	7,87	1,05	87,00	21,10	3,20	77,50
Гибрид № 745	3,55	3,57	86,80	10,37	5,00	79,00

Обратная зависимость наблюдалась нами в отношении полифенолоксидазы, активность которой ниже у родительских форм.

Известно, что новообразование компонентов плазмы и, в особенности, ее белковой основы тесно связано с содержанием нуклеиновых кислот.

Так, в работах Г. И. Семененко и О. А. Тимашовой (1954) указывается на высокое содержание нуклеиновых кислот в молодых интенсивно растущих проростках семян гибридов баклажана и томата, полученных путем вегетативной гибридизации. Г. С. Курамшин, В. Х. Хангильдин, В. Г. Конарев (1960), исследуя накопление нуклеиновых кислот у межсортового негетерозисного гибрида Чишминская 1 X Харьковская 23, пришли к выводу, что гибридные растения интенсивно накапливают нуклеиновые кислоты на протяжении всего периода вегетации и особенно на последнем этапе в период формирования урожая.

В наших исследованиях относительное содержание нуклеиновых кислот у высокогетерозисного межлинейного гибрида Идеал (табл. 6) несколько меньше, чем у родительских форм, но абсолютное содержание их в растении значительно выше. Уменьшение относительного содержания нуклеиновых кислот, вероятно, является следствием усиленного роста клеток и тканей у гибридов.

Как известно, в точках роста растений происходит иней и более интенсивный обмен веществ.

В этой связи нам представлялось интересным определить содержание нуклеиновых кислот в точках роста гибридов и их родителей.

Таблица 6

Содержание нуклеиновых кислот в тканях растений гибридов кукурузы и их родительских форм

	Фаза 7 листьев				Цветение			
	Стебли		Листья		Стебли		Листья	
	в мг% на сухое ве- щество	в мг НК на абс. сух. вес стебля 1-го рас- тения	в мг% на сухое ве- щество	в мг НК на абс. сух. вес листьев 1-го рас- тения	в мг% на сухое ве- щество	в мг НК на абс. сух. вес стебля 1-го рас- тения	в мг% на сухое ве- щество	в мг НК на абс. сух. вес листьев 1-го рас- тения
1. Линия ВИР-28	899,1	2,76	660,0	2,84	216,9	107,80	486,0	92,82
2. Линия ВИР-29	931,2	4,16	644,7	3,52	243,1	164,34	537,2	131,60
3. Гибрид Идеал	819,8	5,49	600,9	6,87	211,3	232,53	441,7	167,40
4. Гибрид ВИР-25	812,8	5,99	547,1	6,75	700,1	240,41	212,2	342,28

Некоторое представление о характере распределения нуклеиновых кислот по растению дают исследования В. Г. Конарева (1955).

В наших исследованиях относительное содержание нуклеиновых кислот в самых верхних междоузлиях стеблей гибридов Искра и Идеал в период интенсивного их роста (фаза 10—12 листьев) говорит о локализации нуклеиновых кислот в точках роста и о повышенном количестве их у гибридных растений (табл. 7).

Т а б л и ц а 7

Содержание нуклеиновых кислот в верхних междоузлиях гибридов Искра, Идеал и их родительских форм в фазе 10—12 листьев

	Количество нуклеиновых кислот (в мг% на сухое вещество)
Линия ВИР-26	1076,8
Линия ВИР-27	1050,4
Гибрид Искра	1141,6
Линия ВИР-28	817,3
Линия ВИР-29	820,0
Гибрид Идеал	870,7

Большее содержание нуклеиновых кислот в верхушечных меристемах, вероятно, и обуславливает более усиленный рост гибридных организмов.

Проведенные нами исследования позволяют сделать следующие выводы:

1. Изученные нами гибриды кукурузы характеризуются более быстрым ростом листовой поверхности по сравнению с самоопыленными линиями. Более интенсивное развитие листовой поверхности у гибридов способствует и большему поглощению фотосинтетически активной радиации (ФАР) посевами.

2. По продуктивности фотосинтеза гибриды превосходят свои исходные формы. Особенно выделяются гибриды по приросту сухого вещества во второй половине вегетации, что связано с интенсивным ростом початков в этот период, обеспечивающим, в свою очередь, высокий коэффициент формирования хозяйственно ценной части урожая ($K_{хоз}$).

3. Повышенное содержание пигментов у гибридов на единицу листовой поверхности, вероятно, увеличивает общую продуктивность гибридных организмов.

4. Активность окислительно-восстановительных ферментов у гибридов и родительских форм непостоянна. Каталаза и пероксидаза более активны у самоопыленных линий, в то время как для полифенолоксидазы наблюдается обратная зависимость.

5. Гетерозисные гибриды кукурузы хотя по относительно содержанию нуклеиновых кислот и уступают своим родительским формам, но по абсолютному содержанию значительно превосходят их.

Высокое содержание нуклеиновых кислот в точках роста гибридов, по-видимому, обеспечивает усиленный рост и продуктивность гибридных организмов.

ЛИТЕРАТУРА

- Бегишев А. Н. Работа листьев разных сельскохозяйственных растений в полевых условиях. Тр. Института физиологии раст. им. К. А. Тимирязева АН СССР, т. 8, в. 1, стр. 229, 1953.
- Благовещенский А. В. и Петроченко У. А. Влияние обработки семян янтарной и фумаровой кислотами на некоторые физиологические процессы у растений. Физиология растений, т. 6, вып. 1, 1959.
- Быстров Б. А., Павлова А. П. и Фалькенберг Э. А. Качество оплодотворения и интенсивность ассимиляционных и дыхательных процессов у растений тыквы и подсолнечника. Физиология растений, т. 3, вып. 3, 1956.
- Доровская И. Ф. Формирование и фотосинтетическая деятельность ассимилирующей поверхности инбредной и гибридной кукурузы. Физиология растений, т. 9, вып. 5, 1962.
- Конарев В. Г. О распределении нуклеиновых кислот в точках роста побега и корня. ДАН СССР, т. 102, № 2, 1955.
- Кузьменко А. А. Физиологическая характеристика рас и сортов культурных растений. Изв. Глав. бот. сада СССР, т. XXVII, вып. 4, 1928.
- Курамшин Г., Хангильдин В. Х. и Конарев В. Г. Накопление и распределение нуклеиновых кислот и других фосфорных соединений по органам у растений кукурузы в онтогенезе. Сб. Биология нуклеинового обмена. Уфа, 1960.
- Лебедев С. И. Физиологическая роль каротина в растении. Изд. АН УССР, 1952.
- Лозова Г. І. Пігменти пластид деяких гібридів і сортів кукурузи. Укр. бот. журн., т. 18, № 2, 1961.
- Любименко В. Н. и Паламарчук А. Количество хлорофилла как наследственный признак у *Nicotiana tabacum* L. Труды бюро по прикладной ботанике. Сентябрь, 1916.
- Молокоедова Л. Ф. Некоторые биологические и физиологические особенности гетерозисных гибридов огурца. Физиология растений, т. 9, вып. 1, 1962.
- Нетупская С. В., Перуанский Ю. В., Конарев В. Т. Спектрофотометрическое определение нуклеиновых кислот у высших растений по пуриновым основаниям. Сб. «Биология нуклеинового обмена». Уфа, 1960.
- Ничипорович А. А. О методах учета и изучения фотосинтеза как фактора урожайности. Тр. Ин-та физиол. раст. АН СССР, т. 10, 1955.
- Ничипорович А. А., Строгонова Л. Е., Чмора С. Н. и Владова М. В. Фотосинтетическая деятельность растений в посевах. Изв. АН СССР, 1961.
- Носатовский А. И. Шуплость зерна пшеницы и череззерница колоса как факторы, снижающие урожай. Ростов н/Д, Азово-Черном. Краев. изд., 1934.

- Овечкин С. К., Симочкина Н. Я., Дмитриева А. Н. и Залюбовская Н. П. Исследования по физиологии и биохимии самоопыленных линий и генерозисных гибридов кукурузы. Тр. Укр. научно-исслед. ин-та растениеводства, селекции и генетики, т. IV, 1959.
- Остапенко Д. И. Динамика содержания фотосинтетических пигментов у генерозисных гибридов кукурузы. Сб. «Вопросы повышения продуктив. земледелия», 1963.
- Починок Х. Н. Определение активности каталазы иодометрическим методом. Сб. Особенности физиологии питания растений. Изд. АН УССР, 1956.
- Радченко С. И. и Яковлева Н. Д. О нефотосинтетической роли хлорофилла в растении. Ботанический журнал, т. X, вып. VI, 1961.
- Рубцова М. С. Некоторые физиологические особенности гибридов и исходных самоопыленных линий кукурузы. Физиология растений, т. 7, вып. 6, 1960.
- Семененко Г. И. и Тимашова О. А. О содержании нуклеиновых кислот в листьях растений при вегетативной гибридизации. Биохимия, т. 19, вып. 5, 1954.
- Шульгин И. А., Куперман Ф. М., Выслоух В. А. и Щербинина И. П. Содержание хлорофилла как физиологический показатель гетерозиса у кукурузы. Физиология растений, т. 8, вып. 6, 1961.
- Шульгин И. А., Куперман Ф. М. и Щербинина И. П. О связи содержания хлорофилла с этапами органогенеза у кукурузы. Физиология растений, т. 9, вып. 3, 1962.
- Эйдельман З. М. и Литвиненко А. И. Интенсивность усвоения $C^{14}O_2$ листьями и передвижение ассимилятов у проростков гибридных и инбредных форм кукурузы. 11-я Всесоюзная конференция по фотосинтезу, 1957.
- Keilin D. a. Mann T. Polyphenole oxidase: purification, nature and properties. Proc. Roy. Soc. B., 1938.
- Miller E. S. a. Jonson I. J. Inheritance of Chlorophyll in F_8 Grosses Made Reciprocally Between Selfed Lines of Gorn. Proceedings of the Society for Experimental Biology and Medicine. Vol. 44, No 1, 1940.

БИОЛОГИЧЕСКИЕ И ГЕНЕТИЧЕСКИЕ ОСОБЕННОСТИ СЕМЕННЫХ ПОКОЛЕНИЙ РАСТЕНИЙ-НОВООБРАЗОВАНИЙ ПОДСОЛНЕЧНИКА

О. Ф. Михайлов, Х. Т. Микк

Днепропетровский госуниверситет и Тартуский госуниверситет

Еще сто лет тому назад крупнейший русский ботаник и основатель русской морфологии растений А. Н. Бекетов писал, что: «Цель морфологии, а следовательно и всей ботаники, открыть причины растительных форм и тем самым указать законы, лежащие в их основании».

Действительно, и в наше время одной из важнейших и интригующих задач науки, изучающей мир растений, является раскрытие причин, детерминирующих формообразовательные процессы в растительном организме. Направленная, сознательная переделка природы организма стала ведущим лозунгом теоретических и практических исследований наших дней.

Задача выявления закономерностей формообразовательных процессов и управления ими решается современной биологией различными путями. Однако все они основываются на общих теоретических положениях мичуринского учения и прежде всего на принципе диалектического единства всякого живого тела с условиями его жизни.

Известно, что организм обладает избирательным отношением к окружающим его условиям внешней среды. Способность организма вступать во взаимодействие лишь с теми элементами среды, которые в наибольшей степени соответствуют требованиям его природы, объясняется тем, что у каждого вида живых существ в процессе их филогенеза выработался совершенно определенный тип обмена веществ и, следовательно, определенный тип наследственной основы. Онтогенез потомства, протекающий в более или менее сходных с родительскими формами условиях, способствует все большему закреплению из поколения в поколение данного типа ассимиляции-диссимиляции, данного типа природы, или наследственности организма. Вырабатываемая таким образом известная стабильность, консерватизм наследственности, наряду со свойством изменчивости, является одной из наиболее характерных особенностей живого тела.

Мичуринской биологией установлено, что для направленного изменения природы растительного организма, а следовательно, для направленного изменения формы, структуры, функции любой части или органа его, необходимо изменить у такого организма тип обмена веществ. Обычно, однако далеко не всегда, для этого пользуются более или менее резким изменением условий существования. Степень успеха в таких случаях, как правило, обратно пропорциональна степени консерватизма наследственности организма. Консерватизм наследственности у многих живых форм зачастую весьма велик. Это обстоятельство приводит к тому, что установлению нового, или измененного, типа обмена веществ должно предшествовать резкое ослабление консерватизма старой наследственности.

Помещение организма в новые, резко иные, условия существования часто способствует ослаблению консерватизма наследственности, однако, как уже отмечалось, далеко не всегда. Вот почему Т. Д. Лысенко и говорит, что «перед наукой стояла и стоит задача находить все лучшие и лучшие способы нарушения консерватизма наследственности растительных и животных форм».

Работая в области изучения формообразовательных процессов у растений на базе явления регенерации, нам удалось установить, что сам способ репродукции нового организма в условиях *in vitro* обуславливает резкое ослабление консерватизма наследственности (Михайлов, 1951, 1952, 1957а, 1957б, 1958, 1959, 1961, 1963). Дифференцирующиеся в культуре тканей или

органов растения-новообразования обладают расшатанной наследственной основой, что делает их значительно более пластичными, податливыми к последующим воздействиям условиями воспитания. Именно это и позволяет использовать в целом ряде случаев метод получения растений-новообразований в культуре растительных тканей или органов для переделки природы различных растительных организмов.

В данной работе мы остановимся только на одном примере, наиболее ярко иллюстрирующем как возможности самого метода, так и результаты переделки генетической основы организма растения, а именно на переделке природы одного очень характерного сорта подсолнечника 'Гигант 549'.

Выбор этого объекта в качестве исходного генетического материала был обусловлен целым рядом обстоятельств.

Как известно, линнеевский вид подсолнечника — *Helianthus annuus* L, вследствие его огромного полиморфизма рассматривается систематиками как «сборный вид», который делится на два самостоятельных вида: подсолнечник культурный — *Helianthus cultus* Wenzl. и подсолнечник дикорастущий — *Helianthus ruderalis* Wenzl. Первый из них и объединяет все полевые формы и сорта культурного подсолнечника. Собственно культурный подсолнечник разделяется на довольно большое количество сортов масличного, грязового и силосного значения. Силосный или кормовой подсолнечник 'Гигант 549' занимает в хозяйственном отношении совершенно самостоятельное положение, хотя для кормовых целей довольно часто используются и представители двух других групп. Это объясняется не только тем, что 'Гигант 549' дает богатую зеленую массу, достигающую до 900 центнеров и более с гектара, но и рядом других морфологических и биологических особенностей. По данным ВИРа, изложенным Ф. С. Венцлавович (1954), 'Гигант 549' сравнительно молодой специальный силосный сорт, выведенный на Кубанской опытной станции ВИРа в 1935 г. Сорт характеризуется прямостоячим, преимущественно неветвящимся, или слабо ветвящимся на верхушке стеблем. Высота стебля в Ленинградской области от 236 до 340 см. Отличительным признаком сорта являются темно-фиолетовые, почти черные, блестящие средней величины семянки, окрашивающие воду в фиолетовый цвет. Семянки преимущественно беспанцырные. Сорт позднеспелый, обладающий вегетационным периодом от 130 до 146 дней.

Наряду с другими отличительными признаками 'Гиганта 549', нас особенно привлекла продолжительность его вегетационного периода, полностью исключающая возможность его полного созревания в северо-западной зоне нечерноземной полосы СССР, в частности в Эстонской ССР. При ежегодной посадке семян 'Гиганта 549' на Биологической станции Тартуского гос. университета, продолжавшейся с 1952 по 1962 год, не было ни

одного случая полного созревания. Зацветая в начале сентября, 'Гигант 549', обычно до начала заморозков, уничтожающих растения, не заканчивал фазу цветения. Аналогичные данные имеются и у Пушкинской станции ВИРа по Ленинградской области.

Длительные исследования лаборатории физиологии ВНИИМК по яровизации различных сортов подсолнечника позволили сделать вывод, что все они обладают короткой стадией яровизации. К такому же выводу привели и исследования В. К. Морозова (1953). Последний отмечает, что, наряду с краткостью стадии яровизации, исследованные им сорта подсолнечника проходят эту стадию при широкой амплитуде температур в комплексе с другими условиями. Наши данные по выращиванию 'Гиганта 549' в условиях Ленинградской области и Эстонии говорят о том, что и этот сорт подсолнечника, по-видимому, имеет короткую стадию яровизации.

Иная картина наблюдается при анализе световой стадии 'Гиганта 549'. Следует отметить, что вообще данные различных исследователей о продолжительности световой стадии подсолнечника весьма разнообразны и противоречивы, вплоть до того, что одни считают это растение короткодневным, а другие — длиннодневным. Наконец, третья группа исследователей дифференцирует различные сорта на короткодневные, длиннодневные и безразлично относящиеся к длине светового дня. Что касается 'Гиганта 549', то по данным Ф. С. Венцлавович (1941) этот сорт принадлежит к растениям длинного дня. Эти выводы, однако, не согласуются с нашими многолетними исследованиями онтогенеза 'Гиганта 549'. Более того, мы склонны считать этот сорт подсолнечника короткодневным растением. Видимо, последним обстоятельством объясняется и то, что по мере продвижения на север этот сорт, лучше всего произрастающий в Азербайджанской и Грузинской ССР, все более и более удлиняет свой вегетационный период. В результате, как мы уже и отмечали, в условиях Эстонской ССР этот сорт до наступления заморозков обычно не успевает закончить даже фазу цветения. Все это не является, однако, следствием только длинного летнего дня в условиях Эстонии. Видимо, довольно резкое затягивание вегетационного периода у 'Гиганта 549' обусловливается сравнительно низкими летними температурами в месте проведения наших опытов и какими-то другими, пока еще не ясными, обстоятельствами. То, что это действительно так, подтверждают данные ряда исследователей, показывающие, что длина вегетационного периода подсолнечника в высокогорных участках южных районов обычно не отличается от длины вегетационного периода этих растений в северных районах нашей страны. Есть основания предполагать, что подсолнечник 'Гигант 549', высеянный нормальными сеянками в условиях ЭССР, несмотря на

длинный летний день, все же заканчивает световую стадию развития, однако к этому времени он уже не находит благоприятных условий для нормального развития генеративных органов.

Все это и послужило причиной выбора этого объекта для наших исследований по переделке его природы с помощью адвентивной репродукции. Не останавливаясь на вопросах адвентивной репродукции растений, неоднократно освещавшихся одним из авторов данной статьи (Михайлов, 1951, 1952, 1957а, 1957б, 1958, 1959, 1961, 1963), отметим некоторые наиболее интересные и яркие особенности полученных нами растений-новообразований подсолнечника на исходном генетическом материале 'Гиганта 549'.

Используя метод культуры тканей и органов, изолированных от целого организма, мы получили в 1952 г. нулевое поколение адвентивных растений, которые выращивались затем в полевых условиях на Биологической станции Тартуского гос. университета в Кярику.

Благодаря сильно выраженной расшатанности наследственной основы, нулевое поколение этих растений-новообразований дало целый веер различных морфо-физиологических и биологических отклонений. Одни из них носили тератологический характер, другие проявляли либо усиление, либо ослабление ранее существовавших у исходного материала ('Гигант 549') признаков и свойств. В данной работе мы остановимся только на последней группе отклонений, так как они представляют наибольший интерес с селекционной точки зрения. Прежде всего, отмечено резкое изменение общего габитуса растений. Большинство из них оказалось сравнительно низкорослыми (средняя высота 90 см) и сильно ветвистыми. Оба признака совершенно не свойственны 'Гиганту 549'. Было, однако, некоторое количество (около 10%) сравнительно высокорослых (до 200 см) и не ветвистых форм. Все растения-новообразования нулевого поколения сформировали небольшие цветочные корзинки (до 20 см в диаметре) и, что самое главное, к концу вегетационного периода (третья декада августа) полностью прошли цикл своего развития и дали зрелые семянки. Таким образом, уже в нулевом поколении эти растения, в отличие от исходных, оказались не только стадийно готовыми, но и способными использовать местные условия для образования генеративных органов и последующего плодоношения.

Семянки целого ряда растений, представлявших интерес по своим отклонениям от исходной формы, были высеяны в первых числах мая 1953 г. в полевых условиях по обычным для этой культуры правилам агротехники. В течение всей вегетации растений проводились тщательные фенологические наблюдения. Анализ продолжительности различных фаз развития первого семенного поколения новообразований подсолнечника показал,

что продолжительность отдельных фаз, по сравнению с контрольной, исходной, формой изменилась. Это изменение касается главным образом поздних фаз развития, связанных с формированием цветочной корзинки. В частности, фаза развития от розетки до луковицы и от луковицы до начала цветения у семенного потомства растений-новообразований уменьшилась, по сравнению с контролем, в среднем на 50%. Что же касается



Рис. 1. Прямостоячий тип ветвистой формы новообразований подсолнечника.

фазы от начала созревания до конца созревания семян, то эта фаза вообще выпадала у контроля.

Характерной особенностью первого семенного поколения было то, что ветвистость исчезла почти у всех растений. Только единичные из них сохранили ветвистость вплоть до седьмого поколения включительно, после чего наблюдения над ними были прекращены (рис. 1).

Отмечено, что формы, сохранившие ветвистость, характеризуются большим количеством мелких цветочных корзинок и большей вегетативной массой. Мы отобрали из них два основных типа ветвления, один из которых прямостоячий (рис. 1).

а другой — пониклый (рис. 2). Обе эти особенности передавались из поколения в поколение.

Отсутствие ветвистости у большинства растений первого семенного поколения, в известном смысле, возврат к исходной форме, продолжало сохраняться и в дальнейшем. Одновременно с этим увеличилась высота растений и диаметр корзинок. Сред-



Рис. 2. Пониклый тип ветвистой формы новообразований подсолнечника.

няя длина стеблей в первом поколении была, например, 210 см; у пятого поколения — 180 см; у седьмого — 200 см. Соответственно у контрольных растений в год первого поколения новообразований средняя высота стеблей была 244 см, в год пятого поколения — 272 см, в год седьмого поколения — 255 см.

Все семь изученных нами семенных поколений новообразований подсолнечника, полученных от 'Гиганта 549' и условно названных Гигантом северным, обладали весьма богатой вегетативной массой, что хорошо видно по величине листьев и общей облиственности на рис. 2 и 3. Средняя длина листьев за все годы колеблется от 27 до 35 см. Урожай зеленой массы растений, выращиваемых на Биологической станции при соответствующем уходе, колебался от 900 до 1200 центнеров с гектара. Урожай зеленой массы Гиганта северного, высеянного в колхозных условиях при отсутствии подкормок и прополок, составил в 1957 г. в колхозе «Веллавере» (Эльваский район) — 600 центнеров с гектара.

Сравнение урожая зеленой массы семенных поколений Гиганта северного с соответствующим урожаем 'Гиганта 549' показывает, что величина его у последнего несколько выше, но это обусловливается, видимо, тем обстоятельством, что у 'Гиганта

549' семянки не вызревают и, следовательно, питательные вещества расходуются на образование вегетативной массы в большем количестве.

Мы уже отмечали выше факт укорочения последних фаз развития семенных поколений Гиганта северного. Это обстоятельство сказалось прежде всего на том, что растения-новообразо-



Рис. 3. Подсолнечник-новообразование седьмого семенного поколения в фазе цветения. Хорошо видно богатство его вегетативной массы.

вания успевали закончить свой цикл развития. По всем семи поколениям средняя длина вегетационного периода (от посадки семян до полного созревания новых) колебалась от 113 до 140 дней. Следует напомнить, что 'Гигант 549' при культивировании на юге имеет вегетационный период от 130 до 146 дней (Венцлавович, 1954). Следовательно, полученная нами новая форма не только стала давать зрелые семянки в условиях ЭССР, но и оказалась с более коротким вегетационным периодом, чем исходный 'Гигант 549'. На прилагаемой фотографии (рис. 4) хорошо видны на переднем плане растения Гиганта северного с уже полностью созревшими сеянками, а на заднем



Рис. 4. На переднем плане — растения-новообразования шестого семенного поколения в фазе полной спелости. На заднем плане — контрольные растения в фазе цветения.



Рис. 5. Корзинка Гиганта северного пятого семенного поколения. Хорошо видна равномерность созревания семян как по периферии, так и в центре.

плане растения 'Гиганта 549', только что вступившие в фазу полного цветения. (Дата фотографирования 26 августа 1958 г.). Семянки новой формы подсолнечника обладают характерной для 'Гиганта 549' формой и цветом. Однако сеянки растений-



Рис. 6. Группа растений Гиганта северного шестого семенного поколения. Видна выполненность корзинок и их однородность по величине и зрелости.

новообразований значительно крупнее. Вес 1000 семян равен 57 г, что больше, чем у исходной формы. Выполненность семян хорошая. Пустозерность весьма незначительна.

Корзинки Гиганта северного по своему диаметру доходили до 45 см. Средний диаметр корзинки 28 см. На фотографии (рис. 5) показана зрелая средняя корзинка растений 5-го поколения. Семянки очень крупные, равномерной величины и степени зрелости как в периферийной, так и в средней части корзинки. Последнее обстоятельство является весьма ценным

хозяйственным признаком, характерным для растений-новообразований подсолнечника всех поколений.

На фото (рис. 6) дана средняя по величине корзинка (23 см) шестого поколения. Видно, что и другие близрасполо-



Рис. 7. Спелая корзинка седьмого семенного поколения Гиганта северного, диаметром 35 см.

женные растения обладают такими же по величине и степени зрелости корзинками. В последнем проанализированном нами седьмом семенном поколении средний диаметр корзинки был 35 см (рис. 7).

Средний урожай семян за все годы опыта 50 центнеров с га.

Мы не имеем возможности останавливаться на ряде других особенностей, возникших или изменившихся у растений-новообразований, полученных из изолированных семядолей 'Гиганта 549'. Наиболее важные из них, наследственно закрепленные, мы изложили. Следует, однако, отметить и еще одну важную особенность новых форм растений. Работая в области переделки природы подсолнечника 'Гигант 549', мы попыта-

лись выяснить и вопрос о холодоустойчивости растений-новообразований. В этих целях в течение ряда лет мы пользовались методом подзимнего посева, который позволил установить, что полученная нами форма подсолнечника Гигант северный приобрела очень большую холодоустойчивость.

На прилагаемой фотографии (рис. 8) один из опытов подзимнего посева 'Гиганта 549' (слева) и Гиганта северного (справа). В течение ряда лет нам не удавалось получить ни одного



Рис. 8. Опыт подзимнего посева. Слева — 'Гигант 549' — всходы погибли. Справа — хорошо выдержавшие морозы растения Гиганта северного.

всхода 'Гиганта 549', в то время как Гигант северный хорошо переносил обычные условия подзимнего посева. Выращиваемые при этом растения отличались от весенних посевов еще более ранним и ровным созревaniem семян. Правда, вегетативная масса таких растений была несколько меньшей.

Резюмируя, мы можем отметить следующее:

1. Метод культуры тканей и органов может быть широко использован не только для выяснения качественных и количественных сторон морфо-физиологических процессов, но и для переделки природы растительного организма в селекционных целях.

2. На примере подсолнечника сорта 'Гигант 549' хорошо видно, что расшатывание наследственной основы, имеющее место при адвентивной репродукции, и последующее влияние несвойственными растению условиями вегетации действительно переделяет его природу, его наследственность, которая закрепляется в новом ряду поколений.

3. Полученная нами новая форма подсолнечника-новообразования Гигант северный может быть с успехом использована в качестве исходной формы для последующей селекции в условиях, аналогичных ЭССР.

ЛИТЕРАТУРА

- Венцлавович Ф. С. *H. annuus* — подсолнечник. Культурная флора СССР, т. VII, Сельхозгиз, 1941.
- Венцлавович Ф. С. Подсолнечник на силос. Гос. изд. с.-х. лит., 1954.
- Михайлов О. Ф. Морфогенез новообразований подсолнечника и гороха, полученных на изолированных семьях. Ученые записки ЛГУ, № 139, сер. биол. наук, вып. 26, 1951.
- Михайлов О. Ф. Биологическая специфика семядолей в семенах растений, не сохраняющих эндосперм. Научные труды, посвящ. 150-летию ТГУ. 1952.
- Михайлов О. Ф. Метод культуры тканей и получение новых форм растений. Ученые записки Тартуского гос. университета, № 46, 1957а.
- Михайлов О. Ф. К вопросу о филогенетическом значении явления регенерации у растений. Ученые записки Тартуского гос. ун-та, № 46, 1957б.
- Михайлов О. Ф. Проблема детерминации и патологический морфогенез растений. Ученые записки Тартуского гос. университета, вып. № 64, Труды по ботанике, I, 1958.
- Михайлов О. Ф. Метод культуры растительных тканей и формообразовательные процессы. Сб. Наследственность и изменч. раст., животных и микроорг. Труды конф., посвящ. 40-летию Великой Октябрьской соц. революции, т. 2, Изд. АН СССР, М., 1959.
- Михайлов О. Ф. О потенциальных возможностях клеток семядолей и эндосперма. Труды конф. по морфогенезу растений, т. 2, Изд. Московского университета, 1961.
- Михайлов О. Генетические основы дифференциации новообразований в культуре растительных тканей. Сб. Республиканская конференция по физиологии и генетике растений. Изд. АН ЭССР, Таллин, 1963.
- Морозов В. К. Агробиологические основы возделывания подсолнечника на Юго-Востоке СССР. Саратовское книжн. изд., 1953.

О СПЕЦИФИЧЕСКОМ НАПРАВЛЕНИИ НАСЛЕДСТВЕННОСТИ

Ю. Г. Павел

Тартуский госуниверситет

Замечательные успехи, достигнутые в последнее время в изучении механизма биосинтеза белка, а также генетического кода (Крик, 1963), дают материальную основу для таких абстрактных понятий, как единица наследственности, реализация генетической информации и т. д. Не менее важны и результаты, достигнутые в генетике, особенно в области генетики бактерий. Отнюдь не случайно, что достижения биохимии не только явились основополагающими в генетике, но дальнейшее развитие

биохимии стало, в свою очередь, зависеть от развития генетики (Бреслер, 1963). Так, при выяснении механизмов биосинтеза белка плодотворными оказались не только биохимические, но также и генетические методы исследования (см. сб. Молекулярная генетика, ИЛ, М., 1963). Используя биохимически недостаточные формы микроорганизмов (т. е. микроорганизмов, утративших способность к синтезу соответствующего жизненно важного метаболита), удалось уточнить пути биосинтеза триптофана, аргинина и многих других метаболитов (Петров, 1959). Использование биохимически недостаточных форм было предпосылкой и для выяснения сущности такого важного с точки зрения микробиологии явления, как конъюгация бактерий (Жакоб, Вольман 1962; Перов, Абидов, 1963). Взаимосвязанное развитие биохимии и биохимической генетики обусловило то обстоятельство, что исходные позиции у обеих биологических дисциплин являются идентичными, т. е. как при изучении механизма синтеза белка, так и при изучении его генетической детерминированности исходят из концепции шаблона. Согласно этой концепции структура белковой молекулы определяется структурой нуклеиновой кислоты, т. е. последовательность аминокислот в полипептиде определяется последовательностью нуклеотидов. Другими словами, реализация генетической информации осуществляется путем превращения нуклеотидного кода в полипептидный.

Быстрое развитие биохимической генетики и биохимии дало много нового и уточнило прежние понятия. Произошло сближение многих дисциплин, можно даже сказать — частичное их слияние. Объединяющим звеном, например, таких областей, как вирусология, иммунология и биохимия, является биохимическая генетика. В частности, наследственная передача профага, явление рекомбинации вирусов, трансдукция, а также механизм синтеза антител (Фукс и др., 1963) основываются на функциональном состоянии нуклеиновокислотных шаблонов, определяющих синтез соответствующих белков (Finch, 1964). Например, известно, что патогенность вируса в отношении клетки определяется наследственностью последнего, причем расщепление признака восприимчивость—невосприимчивость происходит во втором поколении (Bang, Warwick, 1960; Schroeder, Barton, 1958 и др.). Удалось определить, что размножение вируса можно тормозить при помощи чужеродной нуклеиновой кислоты (Rotem и др., 1963), и многие другие важные для практической деятельности человека факты. При исследовании механизма этих явлений, кроме частных методов исследования, необходимы и генетические методы. Таким образом достижения биохимической генетики не только представляют собой теоретический интерес, но они необходимы при разрешении многих практических проблем, как, например, направление изменчивости вирусов и

микробов. Использование генетических методов способствует разрешению не только многих проблем интермедиарного метаболизма и энзимологии, но и селекции высокопродуктивных штаммов микроорганизма (Петров, 1959; Пехов, Абидов, 1963).

Быстрое развитие генетики бактерий позволило также нарисовать контуры сущности регуляции ферментативных процессов в клетке. Это означает, что генетика и биохимия находятся на пороге открытий, ведущих к полному познанию сущности управляющих механизмов клетки. Работавшие над изучением переноса генетических детерминантов при конъюгации у бактерий Ф. Жакоб и сотрудники (Jacob, Monod, 1961; Monod, Jacob, 1961; Жакоб, Вольман, 1963) на основе фактического материала создали концепцию о генетической регуляции жизнедеятельности клетки. Эта концепция заслуживает особого внимания, так как она объясняет координированность деятельности ферментов в клетке. Оставляя в стороне использованную авторами терминологию, из предложенного ими рассуждения явствует, что координированность биохимических реакций в клетке основывается на взаимосвязанной деятельности нуклеиновых кислотных шаблонов, определяющих структуру отдельных ферментов. При этом индуктор, происходящий из внешней среды, может вызывать активацию соответствующего шаблона, что, в свою очередь, может вызывать активацию и некоторых других шаблонов. Подобными «переключениями» они объясняют и сущность процессов клеточной дифференциации.

Замечательным успехом увенчались опыты по направленному преобразованию наследственности у бактерий. В первую очередь следует упомянуть открытие, согласно которому генетическую информацию возможно переносить с помощью ДНК (Avery и др., 1944). Сделанное позднее заключение, что ДНК имеет генетическую функцию, основывается в первую очередь именно на этом феномене (трансформация). Открытие материальной основы наследственного кода у бактерий оказало существенное влияние на научную мысль в биологии и на развитие молекулярной биологии (т. е. молекулярной генетики, биофизики и биохимии).

У многоклеточных организмов реализация генетической информации происходит дифференцированно, т. е. в разных клетках программируется синтез различных ферментов. Таким образом в разных клетках реализация генетической информации протекает разнообразно.

Блестящие достижения в области генетики микроорганизмов в свою очередь выдвигают вопрос о специфическом направлении наследственности и у высших форм жизни. Примером специфического изменения наследственности служит феномен трансформации, при котором наследственные свойства одного

типа бактерии передаются к другому дезоксирибонуклеиновой кислотой (Тимаков, Гольдфарб, 1958). Под понятием специфического изменения наследственности мы подразумеваем те случаи изменения наследственности, где индуцированное изменение характеризуется однозначностью зависимости от вызывающего ее фактора.

Таким образом, специфическое направление наследственности охватывает как перенос материальных носителей генетической информации, так и преобразование или замещение строительных компонентов нуклеиновых кислот — пуриновых или пиримидиновых оснований, существующих уже в клетке. Что касается результатов, полученных при изменении структуры ДНК некоторыми мутагенами или при применении пуриновых или пиримидиновых аналогов, то индуцированное изменение является более специфическим в отношении пуриновых и пиримидиновых оснований, чем в отношении генов. Дело в том, что действие мутагенов не ограничивается только одним районом молекулы ДНК, а эти изменения возникают во многих районах. Хотя характер и объем вызванных изменений и характерен для используемого мутагена, наследственный эффект характеризуется многозначностью зависимости от структуры мутагена. По мнению Н. П. Дубинина (1963), в данном случае можно говорить лишь о групповой специфичности действия мутагена. Но можно полагать, что в течение ближайших лет найдут применение и мутагены, степень специфичности которых более выражена.

В связи с вышеизложенным большое теоретическое и практическое значение приобретают исследования, посвященные вопросу изучения возможности переноса биологической информации введением биополимеров, оказывая тем самым специфическое влияние на дифференциацию клеток многоклеточного организма.

Первые сообщения о действии нуклеиновых кислот на животные клетки в условиях тканевой культуры довольно обнадеживающие. По данным большинства исследователей, морфогенетически активным является не ДНК, а РНК (Вейсбергер, 1962 и др.). Уменьшение злокачественности у раковых клеток удалось индуцировать Гриффину и О'Нил (1962), Подгаецкой с сотрудниками (1962) и Аксеновой с сотрудниками (1962). Аксенова и сотрудники полагают, что действие РНК связано с изменением состояния структурных генов реципиента. Однако заслуживает внимания также то, что удалось перенести генетическую информацию и с помощью ДНК (Оленов, 1963). Так, по данным В. Шибальского и сотрудников (1962), способность усвоения гипоксантина передается с частотой 10^{-5} .

На то обстоятельство, что перенос генетической информации у соматических клеток возможен, указывают в известной мере и нижеприведенные случаи полиплоидизации. В условиях культуры ткани совместное культивирование двух клонов с различным генотипом сопровождается появлением нового генотипа. Образующиеся клетки нового типа по своему кариотипу и биологическим свойствам являются близкими аллополиплоидам. Последнее выражается в аддитивности свойств образующегося типа (Barski, 1961; Barski и др., 1960, 1961). По данным Барского (1961), при совместном культивировании клонов с 55—60 телоцентрическими хромосомами и с 62 хромосомами (из них 10—12 являются метацентрическими) образуется тип клеток с аддитивным кариотипом. У этих гибридов с 100—115 хромосомами 90% хромосом являются телоцентрическими. Первые полиплоидные клетки образуются уже в течение 78 часов. По данным Б. Эфрусси и С. Сориель (1962), частота появления этих клеток колеблется в пределах 1% от общего числа клеток.

Результаты при изучении влияния введения нуклеиновых кислот у животных оказались противоречивыми. Уже *a priori* можно полагать, что факторами, препятствующими проникновению целостной нуклеиновой кислоты в клетку, являются находящиеся в тканевых жидкостях нуклеазы и наличие ретикуло-эндотелиальной системы. Также как и в опытах *in vitro*, и здесь надо принимать во внимание то обстоятельство, что хотя нуклеиновая кислота и проникает в более или менее полимерном виде в соответствующую клетку, последняя представляет собой координированную систему, обладающую определенной устойчивостью. Чтобы происходило фенотипическое проявление введенной нуклеиновой кислоты, должны происходить изменения в метаболизме, способствующие ее проявлению. Чем глубже эти изменения, тем, по-видимому, труднее их вызвать. Таким образом, вероятность реализации добавленной информации будет тем больше, чем меньшими являются вызванные изменения. Или, по словам Ф. Жакоба и Э. Вольмана, проявление введенного генетического детерминанта зависит от степени клеточной реорганизации, необходимой для появления нового фенотипа.

Заслуживают внимания модификации, индуцированные у птиц переливанием гетерологической крови (Громов и др., 1957; Kushner, 1958; Leroy, 1962; Stroun, 1958; Stroun и др., 1958, 1962a, 1962b). Одной из причин удачи можно считать то обстоятельство, что авторы использовали большие дозы гетерологической крови, вызывающие, вероятно, блокаду клеток ретикуло-эндотелиальной системы (РЭС). По-видимому, блокада РЭС и является условием, необходимым для проникновения биополимеров вводимой крови в половые клетки.

Что касается высших растений, то благодаря работе В. Е. Писарева и Н. М. Виноградовой (1944) известно, что трансплантация эндоспермы вызывает у реципиента химические изменения. На основании данных, полученных В. Е. Писаревым и Н. М. Виноградовой, а также О. Л. Халлом (1954), можно думать, что возникшие при трансплантации изменения у растений можно сравнивать с изменениями, индуцированными у высшего животного. В обоих случаях проводимая в эмбриональной стадии трансплантация вызывает в организме реципиента реорганизацию, в результате которой возникает так называемое состояние толерантности. Если у растения это может выражаться в возникшей преодолемости барьера скрещиваемости, то у высшего животного это сопровождается состоянием иммунологической толерантности. Можно полагать, что оба явления по своему существу аналогичны, являясь результатом инактивации некоторых шаблонов белка.

И. А. Петров (1963), пользуясь методом инъекции, показал, что инфильтрация эндоспермы вызывает у злаковых (приблизительно с частотой в 1—2 процента) изменения наследственности. Он установил, что при внутривидовом и межвидовом переносе образуются варианты гибридной природы, притом в F_2 ясно выявляется влияние донора (Баранова, 1963). Перенос эндоспермы между семействами или родами как по данным И. А. Петрова, так и М. М. Белковой (1963) вызывает изменения наследственности, не выходящие из пределов вариабильности, свойственных данному реципиенту, и лишь в отдельных случаях можно заметить также и влияние донора.

В заключение необходимо указать, что изучение возможности специфически изменить наследственность с помощью нуклеиновых кислот имеет большое теоретическое и практическое значение. С практической точки зрения имеет большое значение изучение механизма переноса биологической информации у микроорганизмов, потерявших половой способ размножения, например с целью повышения продуктивности грибов, используемых в микробиологической промышленности.

ЛИТЕРАТУРА

- Абидов А. А. Генетические рекомбинации у кишечных бактерий. II. Изучение генетической структуры гибридов дизентерийных бактерий (биохимические свойства и подвижность). Бюлл. эксп. биол. мед., № 7, 72—74, 1963.
- Аксенова Н. Н., Бреслер В. М.; Воробьев В. И. и Оленов Ю. М. О действии рибонуклеиновых кислот, выделенных из печени, на приживаемость и рост перевивной опухоли. Цитология, т. 4, № 5, 490—498, 1962.
- Баранова И. И. Некоторые биохимические показатели группы мягких пшениц и ячменей, выведенных методом инъекции. В кн.: Вопросы генетики зерновых культур (метод инъекции). Изд. АН СССР, М.—Л., 83—89, 1963.

- Белкова М. М. Морфологические признаки новых форм культурных злаков. В кн.: Вопросы генетики зерновых культур (метод инъекции). Изд. АН СССР, М.—Л., 36—53, 1963.
- Бреслер С. Е. Введение в молекулярную биологию. Изд. АН СССР, М.—Л., 1963.
- Вейсбергер О. С. Об образовании белка в клетках человека под влиянием нуклеиновых кислот. VIII Междун. противораковый конгр., М. Тезисы докл., стр. 100, 1962.
- Гриффин А. К. и О'Нил М. А. Влияние нуклеиновых кислот на клетки асцитной опухоли Новикова. VIII Междун. противораковый конгр., М. Тезисы докл., стр. 100—101, 1962.
- Громов А. М. и Феокистов П. И. Изменение наследственности у кур переливанием крови. Сельхозгиз, М., 1957.
- Дубинин Н. П. Молекулярная генетика и действие излучений на наследственность. Атомиздат, М., 1963.
- Жакоб Ф. и Вольман Э. Пол и генетика бактерий. ИЛ, М., стр. 334—361, 1962.
- Крик Ф. Г. К. О генетическом коде. Выводы об общей природе кода, вытекающие из биохимических экспериментов. Биофизика, т. 8, № 5, 529—535, 1963.
- Молекулярная генетика (сб. статей под ред. И. Л. Кнунянца и С. И. Алиханяна). ИЛ, М., 1963.
- Оленов Ю. М. Сравнительный анализ трансформационной активности ДНК и биологического действия специфических РНК. Первый Всесоюз. биохим. съезд. Тезисы докл., Л., вып. I, стр. 64, 1963.
- Петров Д. Ф. Селекция микробов. Медгиз, М., стр. 127—184, 1959.
- Петров И. А. Эндосперм — как объект изменения наследственности зерновых растений. В кн.: Вопросы генетики зерновых культур (метод инъекции). Изд. АН СССР, М.—Л., стр. 5—35, 1963.
- Пехов А. П. и Абидов А. А. Генетические рекомбинации у кишечных бактерий. I. Гибридизация между *E. coli* и *Sh. Flexneri*. Бюлл. эксп. биол. мед., № 5, 88—90, 1963.
- Писарев В. Е. и Виноградова Н. М. Гибриды пшеницы и элимуса. Докл. АН СССР, нов. серия, т. 45, № 3, 137—140, 1944.
- Подгаецкая Д. Я., Бреслер В. М. и Оленов Г. М. Действие нуклеопротеидов, выделенных из сарколизиноустойчивых опухолей на сарколизиночувствительные опухоли. Цитология, т. 4, № 1, 59—61, 1962.
- Тимаков В. Д. и Гольдфарб Д. М. Основы экспериментальной медицинской бактериологии (общая часть). Медгиз, М., стр. 283—285, 1958.
- Фуке Б. Б., Константинова И. В., Стефанович Л. Е., Лукьянова И. Г., Цыганков Л. И., Коляева С. Г., Красс И. М. и Ванько Л. В. Специфический биосинтез антител, вызванный рибонуклеиновой кислотой из лимфатических узлов и селезенки иммунных кроликов. Докл. АН СССР, 153, 2, 485—488, 1963.
- Avery O. T., MacLeod C. M. and McCarty M. Studies on the Chemical Nature of Substance inducing Transformation of Pneumococcal Types. Induction of Transformation by a Desoxyribonucleic Acid Fraction Isolated from Pneumococcus Type III. J. Exptl. Med., vol. 79, No 2, 137—158, 1944.
- Bang F. B. and Warwick A. Mouse Macrophages as Host Cells for the Mouse Hepatitis Virus and the Genetic Basis of Their Susceptibility. Proc. Nat. Acad. Sci., vol. 46, No 8, 1065—1067, 1960.
- Barski G. Clones cellulaires "hybrides", isolés à partir de cultures cellulaires mixtes. Compt. rend. Acad. Sci., t. 255, No 10, 1186—1188, 1961.
- Barski G., Sorieul S. et Cornefert F. Production dans des cultures *in vitro* de deux souches cellulaires en association des cellules des caractères "hybride". Compt. rend. Acad. Sci., t. 251, No 17, 1825—1827, 1960.

- Barski G., Sorieul S. and Cornefert Fr. "Hybrid" Type Cells in Combined Cultures of Two Different Mammalian Cell Strains. *J. Nat. Cancer Inst.*, vol. 26, No 5, 1269—1294, 1961.
- Ephrussi B. et Sorieul S. Nouvelles observations sur l'hybridation *in vitro* de cellules de souris. *Compt. rend. Acad. Sci.*, t. 254, No 1, 181—182, 1962.
- Finch L. R. γ -Globulin Operon: A Hypothesis for the Mechanism of the Specific Response in Antibody Synthesis. *Nature*, 201, 4926, 1288—1291, 1964.
- Hall O. L. Hybridization of Wheat and Rye after Embryo Transplantation. *Hereditas*, vol. 40, No 3—4, 453—458, 1954.
- Jacob F. and Monod J. Genetic Regulatory Mechanism in the Synthesis of Proteins. *J. Mol. Biol.*, vol. 3, No 3, 318—356, 1961.
- Kushner H. F. Inheritance of Changes in Feathering Pigmentation in Fowls (Hens) Subjected to Foreign Blood Transfusion. *Proc. X Int. Congr. Genetica*. Univ. Toronto Press, Montreal, vol. 2, p. 155, 1958.
- Leroy P. Observations faites sur des Poules "Rhode Island Red", génétiquement contrôlées et sur leurs descendants de 1-re et 2-e générations après injections répétées de sang de Pintade. *Compt. rend. Acad. Sci.*, t. 254, No 4, 756—758, 1962.
- Monod J. and Jacob F. General Conclusions: Teleonomic Mechanisms in Cellular Metabolism, Growth, and Differentiation. *Cold Spring Harbor Symp. Quant. Biol.*, vol. 26, 389—401, 1961.
- Rotem Z., Cox R. A. and Isaacs A. Inhibition of Virus Multiplication by Foreign Nucleic Acid. *Nature*, vol. 197, No 4867, 564—566, 1963.
- Schroeder W. T. and Barton D. W. The Nature and Inheritance of Resistance to the Pea Enation Mosaic Virus in Garden Pea, *Pisum sativum*. *Phytopathology*, vol. 48, No 11, 628—632, 1958.
- Sorieul S. and Ephrussi B. Karyological Demonstration of Hybridization of Mammalian Cells *in vitro*. *Nature*, vol. 190, No 4776, 653—654, 1961.
- Stroun M. Hybridation végétative chez les plantes. *Proc. X Int. Congr. Genetics*, Univ. Toronto Press, Montreal, vol. 2, p. 280, 1958.
- Stroun J. H., Stroun-Guttières L. R., Rossi J. et Stroun M. Modifications de la poule Leghorn traitée par de sang de pintade. *Proc. X Int. Congr. Genetics*, Univ. Toronto Press, Montreal, vol. 2, p. 280, 1958.
- Stroun J., Stroun-Guttières L., Rossi J. et Stroun M. Modifications de la couleur du plumage provoquées chez la Poule Leghorn blanche par injections répétées de sang de pintade grise caractère héréditaire de ces modifications. *Compt. rend. Acad. Sci.*, t. 255, No 5, 1030—1032, 1962.
- Szybalski W., Szybalska E. and Ragni G. Genetic Studies with Human Cell Lines. National Cancer Institute. Monograph No 7, 75—89, 1962.

ОСОБЕННОСТИ РАЗВИТИЯ ПРИЗНАКОВ У ЭКСПЕРИМЕНТАЛЬНО ПОЛУЧЕННЫХ ПОЛИПЛОИДОВ

Т. С. Фадеева, М. Е. Лобашев

Ленинградский госуниверситет им. А. А. Жданова

Широкое распространение в природе полиплоидных рядов у растений свидетельствует о том, что полиплоидия является одним из важнейших путей эволюции. Очевидно, полиплоидия, в

том числе и гетероплоидия, лежат в основе прогрессивной эволюции многих видов и родов растений.

Селекционная практика широко использует естественные полиплоиды как исходный материал; в последние десятилетия приобретают значение в селекции и искусственно получаемые полиплоиды.

Исследования по экспериментальной полиплоидии создают основу для более рационального и интенсивного использования полиплоидов как исходного материала для селекции. В их задачу входит выяснение специфики экспериментальных полиплоидов в сравнении с исходными диплоидами и уже существующими в природе полиплоидами.

В нашем сообщении мы ставим целью сопоставить экспериментально полученные тетраплоиды земляники с их исходными диплоидными линиями и другими видами полиплоидного ряда.

Литературные данные по экспериментальной полиплоидии в роде *Fragaria* немногочисленны. Детальное цито-эмбриологическое исследование тетраплоида, спонтанно возникшего от *F. vesca*, проведено S. Jarnell (1931) и D. Scott (1951). H. Dermen и G. Darrow (1938) оценили ряд методик для получения полиплоидов. Сравнительная оценка морфолого-анатомических особенностей тетраплоидной и диплоидной форм осуществлена K. Kluge (1955, 1957). Е. В. Великановой (1957) удалось получить клубнично-земляничный амфидиплоид.

Исследования морфолого-анатомических особенностей полиплоидов других видов растений проведены более полно (см. сводку Бреславец, 1963). Показано, что для полиплоидов характерным является, как следствие удвоения хромосом, гигантизм, т. е. увеличение размеров листьев, плодов, семян, высоты растений и т. д. Однако описаны случаи отсутствия гигантизма по морфологическим признакам (D. Kostoff a. J. Kendall, 1934; K. Kuckuck a. A. Levan, 1951; Тарасевич, 1963 и др.). Из ряда работ следует, что разные растения по-разному реагируют на полиплоидизацию. Это все свидетельствует о том, что конкретные данные по разным объектам необходимы для установления общих закономерностей полиплоидов.

Изменение размера организма и его отдельных органов является производным как размера клеток, так и числа клеток. Общеизвестно, что величина клеток возрастает с увеличением плоидности, однако число клеток у полиплоидов, по-видимому, меньше (F. Schwanitz, 1949 и др.).

Констатируя наличие более крупных клеток у культурных растений по сравнению с их дикими сородичами того же уровня плоидности, F. Schwanitz (1951) предполагает, что перспективным путем является селекция на крупноклетность. При этом, по мнению автора, безразлично, за счет чего получено увеличение размеров клетки: полиплоидизацией, изменением плазмо-

на, изменением единичного гена или каким-либо другим путем. Таким образом, вопрос о закономерностях изменения размеров не только органов, но и клеток при экспериментальной полиплоидности и развитии этого свойства в онтогенезе и филогенезе крайне интересен в теоретическом и практическом отношении.

В этом сообщении мы приводим сравнение морфолого-анатомических особенностей индуцированных тетраплоидов, полученных от диплоидной земляники *Fragaria vesca*, с их исходными линиями и другими видами рода.

Тетраплоидные формы получены нами путем обработки прорастающих семян водным раствором колхицина (0,12—0,20%) и при обработке парами парадихлорбензола цветков после их опыления (через 8—12 час.). Цитологическое изучение индуцированных полиплоидов показало наличие в их соматических клетках 28 хромосом ($4n = 28$). Исходные формы имеют $2n = 14$. Тетраплоид и диплоид хорошо скрещиваются между

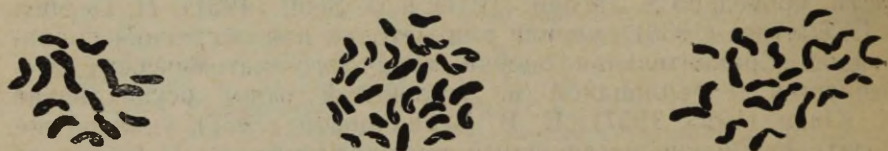


Рис. 1. Соматические пластинки исходной диплоидной формы сорта 'Красная месячная' ($2n$), полученного от него тетраплоида ($4n$) и триплоида ($3n$), являющегося гибридом между тетраплоидом и исходной диплоидной формой.

собой, и их потомство имеет $3n = 21$ (рис. 1). Тетраплоиды заметно отличаются от исходных диплоидных линий по типу куста, листа, соцветий и т. д. По морфологическим особенностям они легко отличимы от диплоида даже на ранних фазах роста.

Полученные нами тетраплоиды земляник имеют «штамбовый» тип куста: прочные твердые черешки листьев и прямостоячий непонижающийся цветонос (рис. 2). Многие из тетраплоидов имеют меньшую интенсивность кушения: число побегов в кусте тетраплоида 6—8, у диплоида их 20—25. Меньшей интенсивностью кушения объясняется образование у тетраплоидов меньшего числа цветоносов в кусте и цветков в соцветии, по сравнению с исходными диплоидами. Эти морфологические особенности тетраплоидов являются косвенным доказательством того, что число клеточных делений, как и общее число клеток, у них ниже, чем у диплоидов.

Что касается размеров отдельных органов — листа, цветка, ягоды, семянки, то они заметно крупнее у тетраплоидов. Уже первые листья имеют крупную листовую пластинку с относительно большим числом зубцов, чем у исходных диплоидов.



Рис. 2. Растение исходного диплоида (слева), полученного от него тетраплоида (справа).

Лист, как правило, имеет иную конфигурацию: листочки более широкие, чашевидные или воронковидные с выпукло-вогнутой поверхностью (рис. 3) как результат несоответствия размеров разных участков листа. Эта своеобразная морфология листа и

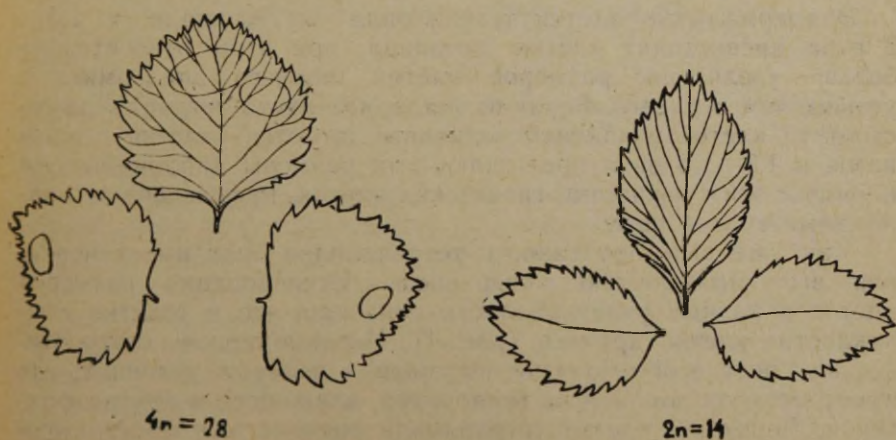


Рис. 3. Конфигурация листа тетра- и диплоида.

других органов, очевидно, является результатом неравномерности прохождения ростовых процессов. Молодые листья не имеют подобных деформаций, что свидетельствует о том, что неравномерность роста обнаруживается с возрастом и является результатом несинхронных делений и роста клеток в разных участках листа.

Неравномерность роста обнаружилась и в анатомических исследованиях при учете размеров клеток. Клетки тетраплоида, как и следовало ожидать, оказались крупнее клеток диплоидных линий. Клетки разных тканей и органов имели несколько различное относительное увеличение размеров. Так, паренхимные клетки корня у тетраплоида изменяются в размерах пропорционально изменению объема ядра, т. е. линейные размеры клетки (диаметр) в $\sqrt[3]{2} = 1,3$ раза больше, чем у диплоида (табл. 1).

Таблица 1

Размеры клеток (диаметр в μ) у диплоида и тетраплоида сорта
'Красная месячная'

		диплоид		тетраплоид	
		M \pm m	V	M \pm m	V
Клетки корня	d I	15 \pm 0,1	10 \pm 0,7	20 \pm 0,1	5,3 \pm 0,4
	d II	6 \pm 0,1	24 \pm 1,5	9 \pm 0,2	23 \pm 1,6
Пыльцевые зерна (в ацетокармине)	d I	18 \pm 0,2	7 \pm 0,4	24 \pm 0,2	13 \pm 0,6
	d II	17 \pm 0,1	7 \pm 0,4	21 \pm 0,4	13 \pm 0,5

Эпидермальные клетки тетраплоида по площади в 1,5—2 раза превосходят клетки диплоида, при этом относительно больше увеличение размеров клеток нижнего эпидермиса и устьиц, чем верхнего. Верхний эпидермис листа тетраплоида состоит из клеток различной величины: имеются участки с клетками, в 1,3—1,5 раза превышающими размеры диплоидных, но наряду с этим и участки гигантских клеток, превышающие диплоидные в 3—4 раза.

Как уже выше описано, у тетраплоидов лист имеет неровную выпукло-вогнутую поверхность. Исследования размеров клеток в разных участках листа показало, что в участке «выпуклости» клетки крупнее (рис. 4). Неравномерный (патологический) рост особенно ясно выражен в полевых условиях, где имеет место резкая смена температур, влажности и других факторов. Вероятно, клетки тетраплоида располагают более высокой реактивностью по отношению к меняющимся условиям, но не имеют установившегося типа связей со средой, вследствие

чего у них и наблюдается патологический морфогенез, синхронные деления и неравномерный рост. Очевидно, «освоение растением полиплоидного состояния» заключается не только в исчезновении химерности по плоидности, но и в нормализации ростовых процессов. Нормализация роста и дифференциации

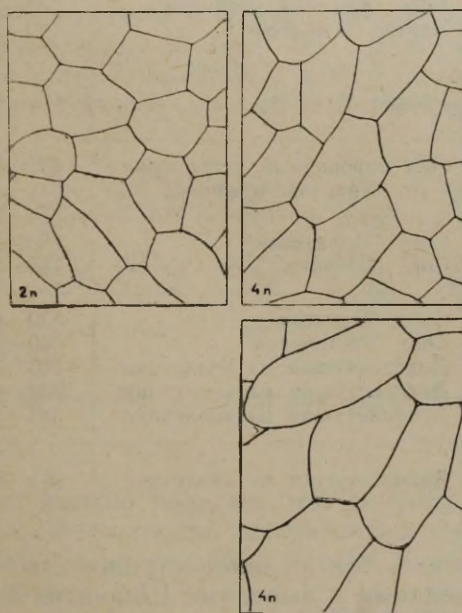


Рис. 4. Эпидермальные клетки ди- и тетраплоида разных участков листа.

тканей в филогенетически молодых тетраплоидных тканях, очевидно, является процессом стабилизации ядерно-цитоплазмических отношений.

Сопоставление индуцированных полиплоидов с видами полиплоидного ряда проводилось с целью выяснить характер стабилизации полиплоидов в процессе эволюции.

У естественных полиплоидов, как известно, размеры клеток закономерно возрастают с повышением плоидности. Оценка величины эпидермальных и устьичных клеток и пыльцевых зерен у видов рода *Fragaria* подтвердила это (табл. 2 и 3). Как видно из результатов, имеется значительный размах варьирования размеров клеток у форм, относящихся к одному виду (*vesca*), и у видов одной степени плоидности (*vesca* и *collina*, *ananassa* и *glauca*). Однако нельзя сказать, что у культурных форм (сор-

Таблица 2

Относительный размер устьиц у разных видов рода *Fragaria*

п	Вид	Форма	Длина × ширину	
			lim	М
7	<i>vesca</i>	Экотип Литва	216—280	250
	<i>vesca</i>	Сорт 'Красная месячная'	180—250	200
	<i>vesca</i>	Экотип Петергоф	180—250	200
7	<i>viridis</i>	Экотип Белгород	144—195	170
14	от <i>vesca</i>	Индукцированный тетраплоид от 'Красной месячной'	300—450	370
21	<i>moschata</i>	Сорт 'Миланская'	260—289	280
		Сорт 'Шпанка'	168—240	200
28	<i>ananassa</i>	Сорт 'Мысовка'	330—418	374
„	<i>ananassa</i>	Сорт 'Рощинская'	330—380	368
„	<i>virginiana</i>	Дикорастущая из коллекции	285—336	300
„	<i>chiloeensis</i>	Дикорастущая из коллекции	320—418	391
„	<i>glauca</i>	Дикорастущая из коллекции	288—408	360
42	<i>Duchesnea</i>	Дикорастущая из коллекции	360—475	400

тов) клетки крупнее, чем у дикорастущих. Этот факт не совпадает с наблюдениями и выводами Шванитца (1951), которые он получил для других объектов.

Следует обратить внимание на то, что виды *collina* и *moschata* несколько мелкоклетнее, чем виды *vesca* и *ananassa*. Эти данные, как и генетические характеристики этих видов, говорят о наличии в пределах рода *Fragaria* двух групп видов.

Таблица 3

Относительный размер пыльцы видов рода *Fragaria*

п	Вид	Ширина lim	Длина lim	Ширина × длину	
				lim	М
7	<i>vesca</i>	10—12	20—22	200—264	220
14	Индукцированный тетраплоид от <i>vesca</i>	15—17	23—26	240—390	320
21	<i>moschata</i> (сорт 'Миланская')	11—12	21—23	264—286	270
28	<i>ananassa</i> (сорт 'Ада')	12—13	28—29	336—377	360

Индуктированный тетраплоид, полученный от диплоидной формы (*vesca*), по размеру клеток превосходит гексаплоидный вид и ряд октоплоидных видов, приближаясь к додекаплоидной форме *Duchesnea* (рис. 5). Как видно, индуцированный тетраплоид нарушает общую тенденцию возрастания размеров параллельно с возрастанием плоидности. Эта картина дает основание предполагать у индуцированного тетраплоида патологический гигантизм по размеру клетки, как результат нарушения ядерно-цитоплазматического баланса при полиплоидизации. Поскольку естественные виды имеют относительно меньшие размеры клеток, то очевидно, что в филогенезе идет нормализация

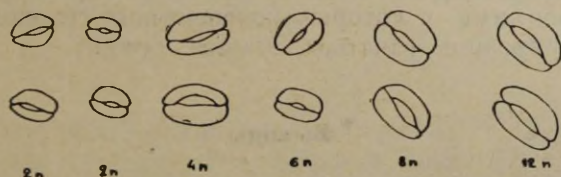


Рис. 5. Размеры устьиц разных видов *Fragaria*.

размера клетки. Можно полагать, что гигантизм клеток у экспериментальных полиплоидов явление относительно временное, в процессе эволюции и селекции клетки изменяются до оптимальных размеров.

В связи с описанными выше морфолого-анатомическими особенностями искусственных полиплоидов и естественных полиплоидных видов представляет значительный интерес оценка успехов селекционной работы с видами *Fragaria* разной степени плоидности. Это даст нам возможность объяснить имеющиеся успехи и высказать мнение о перспективных путях селекции.

Некоторые диплоидные виды земляник, имея прекрасные вкусовые качества, выращивались в садах Европы, начиная с XIV в. Однако широко в культуру они не вошли, так как селекция на величину ягоды была малоуспешной. Несколько большего сдвига в этом отношении достигли с гексаплоидным видом *moschata*.

Прогресс селекции и успешное внедрение земляник в культуру связаны с октоплоидными земляниками. У современных сортов крупноплодной земляники гибридной *ananassa* величина ягоды превышает ягоду исходных дикорастущих видов в 5—10 раз. Этот грандиозный сдвиг за столетие оказался возможным в случае селекции форм с оптимальным для *Fragaria* уровнем плоидности ($2n = 56$). Подобные результаты по-

лучены и при селекции других растений (пшеница, овес, хлопчатник и др.).

Полиплоидные формы имеют, очевидно, большие потенции генетической изменчивости размеров органов, что и обеспечивает успех селекции. Крупный размер органов плодоношения (ягода — разросшееся цветоложе) в данном случае не является непосредственным результатом плоидности, а высокая плоидность является основой высокого уровня изменчивости, недостижимой при более низкой плоидности.

Таким образом, селекция полиплоидов — селекция крупноклетных форм, имеющих широкую амплитуду изменчивости. Использование индуцированных полиплоидов как исходного материала в селекции дает возможность вести работу с крупноклетными формами, у которых перспективна селекция на крупный размер органов (листьев, плодов, семян).

Выводы

1. Экспериментально полученные тетраплоиды земляник имеют своеобразную морфологию, свидетельствующую о меньшем числе клеточных делений у них по сравнению с диплоидами и о нарушении синхронности ростовых процессов.

2. Гигантизм в размере клеток, являющийся результатом нарушения ядерно-цитоплазмических отношений, по-разному представлен в разных тканях и органах у тетраплоида.

3. Степень изменения размера клеток у экспериментальных тетраплоидов дает основание предполагать патологический гигантизм по этому признаку и нормализацию размера клетки в процессе филогенеза при стабилизации ядерно-цитоплазмических отношений.

4. Успешная селекция на высокоплоидном (оптимальном) уровне представляет собою селекцию форм с большими потенциями изменчивости.

ЛИТЕРАТУРА

- Бреславец Л. П. Полиплоидия в природе и в опыте. Изд. АН СССР, М., 1963.
- Великанова Е. В. Опыт получения плодовых землянично-клубничных гибридов. Бот. журнал, т. 42, № 1, 1957.
- Тарасевич Е. И. Некоторые физиологические особенности полиплоидов редиса. Докл. АН БССР, т. VII, № 2, 1963.
- Dermen H. and Darron G. Golchicine-induced tetraploid and 16-ploid strawberries. Proc. Amer. Soc. f. Hort. Sc. for 1938, v. 36, 35: 300—301, 1938.
- Kluge K. Untersuchungen zur Züchtung poliploider Monatserdbeeren. Das Verhalten diploider und tetraploider Formen der Sorten Rügen gegen Kahlfröste. Archiv f. Gartenbau, Bd. 3, 42, 79—83, 1955.

- Kluge K. Das Verhalten der diploiden Form von *Fragaria vesca* var. *semperflorens* in Vergleich mit der tetraploiden Form hinsichtlich Blüte und Scheinfrucht. Archiv f. Gartenbau, B. 7, H. 8, 589—606, 1957.
- Kostoff D. and Kendall J. Studies on polyploid plants. Gartenbauwiss., 9, 20—44, 1934.
- Kuckuck H. and Levan A. Vergleichende Untersuchungen an diploiden und tetraploiden Leinsippen und an tetraploiden Kreuzungsnachkommen nach vieljähriger Selektion. Züchter, 21, 195—205, 1951.
- Schwanitz F. Sexualität polyploider Pflanzen. Züchter, 19, 344—359, 1949.
- Schwanitz F. Untersuchungen an poliploiden Pflanzen. XII. Der Gigas — Charakter der Kulturpflanzen und seine Bedeutung für die Polyploidiezüchtung. Züchter, 21, N 3, 65—75, 1951.
- Scott D. H. Cytological studies polyploids derived from tetraploid *F. vesca* and cultivated strawberries. Genetics, 36, 311—331, 1951.
- Jarnell S. H. A study of certain polyploid and aneuploid forms in *Fragaria*. Genetics, 16, 5, 455—489, 1931.

ПОЛУЧЕНИЕ МУТАЦИЙ У ТОМАТОВ ПУТЕМ ИСПОЛЬЗОВАНИЯ ИНДУЦИРОВАННЫХ СОМАТИЧЕСКИХ МУТАЦИЙ У ГАПЛОИДА

Г. А. Кириллова

Ленинградский госуниверситет им. А. А. Жданова

На использование гаплоидных растений в селекции с целью получения гомозиготных диплоидных линий неоднократно указывалось многими авторами (Навашии, 1933; Чейз, 1955; Blakeslee, 1933; Morisson, 1932; Garia, 1962; Nei a. Masatoshi, 1963; Lindstrom a. Koos, 1931 и др.). Вполне успешно этот метод был использован в работах на кукурузе (Чейз, 1955). Главное внимание в работах обращалось на возможность выявления рецессивных генных мутаций у гаплоидных растений, перевод которых в диплоидное состояние через получение семенного потомства, колхицинированием или другими методами полиплоидизации, дал бы возможность получить гомозиготную мутантную линию.

Этот путь может значительно сократить время селекции у диплоидных форм, но трудность его заключается в отсутствии методов, которые давали бы возможность массового получения гаплоидных организмов у высших растений с половым циклом. Поэтому представляет интерес использование гаплоидного состояния у растений, которые можно размножать как семенами, так и вегетативно и от одного растения получить большое количество вегетативных генетически однородных потомков.

В задачу нашей работы входило получение индуцированных рентгеновскими лучами соматических мутаций у гаплоидного томата, а также решение вопроса о возможности получения

диплоидных линий от гаплоидных соматических мутантов. Для этой цели было взято имевшееся в нашем распоряжении гаплоидное растение томата, которое легко можно размножить черенками и которое вполне отвечает требованиям поставленной задачи.

Подобных работ не проводилось ни на томатах, ни на других растениях. Индуцированные соматические мутации в последнее время получают на диплоидных растениях, в основном на плодовых и на картофеле (Baur, 1957; Bishop, 1954; Gran-



Рис. 1. Гаплоидное (слева) и полученное от него диплоидное (справа) растения томата.

hall, 1953; Granhall, Gustafson, Nilsson, 1949; Heiken a. Evertson, 1963).

Использованное в опытах гаплоидное растение томата получено на кафедре генетики и селекции ЛГУ в 1957 году Е. Н. Богдановой при опылении F_1 гибрида Бизон \times Штамбовый Алпатьева пыльцой сорта Бизон, облученной рентгеновскими лучами. Вся работа по получению мутаций у гаплоида и получению диплоидов проводилась в теплице.

Гаплоидное растение по сравнению с диплоидным имеет более мелкие листья и цветки, очень мелкие плоды. Оно хорошо ветвится, образует большое число побегов, по высоте не отличается от диплоидных растений (рис. 1). Семена, как и у всех гаплоидных растений, завязываются редко и являются результатом объединения нередуцированных гамет, так как дают только диплоидные растения. Диплоидные растения очень сход-

ны между собой и константны в последующих поколениях — дают выровненное по всем признакам потомство.

Соматические мутации получали путем облучения лучами Рентгена черенков гаплоидных томатов. После облучения черенки укореняли. В результате облучения в клетках точек роста можно ожидать возникновение мутаций, которые в дальнейшем должны дать побеги с мутантными признаками.

В первых предварительных опытах были использованы дозы 250—31 000 р (жесткие лучи). В последующих опытах — лишь дозы 300—1000 р, так как при более высоких дозах почти все черенки погибли. В 1962 году было облучено 4565 черенков (табл. 1).

Т а б л и ц а 1

Число черенков гаплоидного томата, облученных в 1962 г.

Доза (р)	Число облученных	Число выживших
300	1201	324
500	1628	895
750	1554	671
1000	182	126

Значительная часть черенков погибла после облучения. Выжившие и укоренившиеся черенки через три—четыре месяца после облучения дали измененные по типу рентгеноморфозов побеги. Отмечены были изменения листьев, цветков, стеблей и т. д. (табл. 2).

Наибольшее число рентгеноморфозов отмечено при облучении дозой 1000 р. Чаще всего это были незначительные временные изменения, которые в дальнейшем не сохранились. Основное же количество мутантов получено от растений, облученных дозой 750 р. Многие мутанты, полученные в 1962 году, имели пониженную жизнеспособность, росли очень медленно, и некоторые погибли зимой.

Весной 1963 года после возобновления роста у растений вновь стали появляться измененные побеги. Чтобы вызвать их усиленный рост, неизменные побеги на растениях обрезали и мутантные побеги (отчасти химерные) быстро росли, их можно было черенковать и укоренять.

Цитологическими исследованиями (ацетокарминовым методом по листьям) установлено, что все полученные мутантные растения являются гаплоидными.

В настоящее время получено 16 гаплоидных мутантов: 8 — с коротким опушением, 1 — пестролистный, 6 — «сизых», с серовато-зеленым оттенком листьев, и 1 альбинос. Растения с

Характер изменения признаков у гаплоидных томатов после облучения

Таблица 2

Дозы (р)	Л и с т ь я										ц в е т к и										число описан. раст.	% изменений
	пестрые	светлые	деформированные	простые	сильно рассеч.	«сизые»	очень крупные	очень узкие	картофелевидн.	торчащие	острые	широкие лепестки	острые лепестки	длинные тонкие	уродливые	очень крупные	чашечка с белыми полосками	желто-зеленые цветки	узкие чашелист.	широкие сросшиеся чашелистики		
300	10	2	1	1	1	2	—	—	—	—	—	1	1	1	—	—	—	—	—	—		
500	31	1	3	1	—	8	1	4	1	1	—	2	—	—	2	1	—	—	—	—		
750	46	—	5	2	—	7	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—		
1000	15	—	—	1	—	4	—	—	—	—	1	1	—	—	—	1	1	1	2	—		

коротким опушением и пестролистное растение хорошо размножаются черенками. «Сизые» и альбинос растут медленно и до сих пор их не удалось размножить.

Особый интерес представляли однотипные соматические мутации, характеризующиеся иным типом опушения по сравнению с исходным гаплоидным растением. Эти мутанты возникли повторно на разных черенках, независимо один от другого (мутации независимого происхождения), но имели много общих признаков.

У исходного гаплоидного растения и полученного от него диплоида в опушении листьев и стеблей были обнаружены все

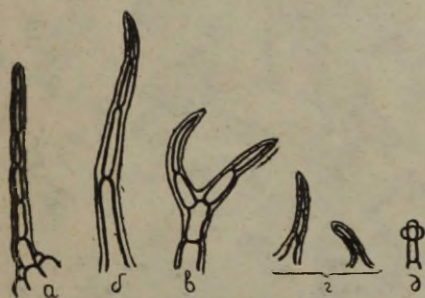


Рис. 2. Опушение у томата. Пять типов волосков: а) многоклеточные со сложным основанием, б) длинные многоклеточные, в) разветвленные, г) короткие 1—3-клеточные, д) железистые.

Ув.: об. 8×, ок. 10×.

5 типов волосков, уже описанные в литературе: 1) длинные со сложным основанием, 2) длинные, состоящие из 5—7 клеток, 3) короткие 1—3-клетные, 4) многоклеточные разветвленные и 5) железистые (рис. 2).

У полученных мутантных форм имелось только два типа: короткие 1—3-клетные и железистые. Растения с коротким опушением кроме этого признака отличались от исходной формы еще и другими признаками: более узкими лепестками и чашелистиками и заостренными на конце плодами (рис. 3). По признаку опушения они сходны с описанной MacArthur'ом (1931) мутацией Н (цитируется по Rick a. Butler, 1956).

Интересно, что формы с коротким опушением, возникшие независимо на разных генетически однородных черенках и имеющие много общих признаков, все же различаются между собой по характеру расположения волосков (по густоте и соотноше-

нию числа простых и железистых), по форме листьев (от упрощенных почти нитевидных до нормальных), по форме цветков (от нормальных, но с узкими лепестками, до уродливых, почти лишенных венчика). По-видимому, такое разнообразие можно объяснить различием в генетической структуре мутантов.

Перевод полученных мутантных форм в диплоидное состояние был следующим этапом работы. Диплоиды можно было получить двумя путями: путем поиска и выращивания спонтанно завязывавшихся семян у мутантных гаплоидов или путем обра-



Рис. 3. Цветоносы исходного гаплоидного растения (слева) и полученного от него гаплоидного мутанта (справа).

ботки растений колхицином. Основным методом мы избрали колхицинирование мутантных форм, и вместе с тем вели анализ семенного потомства от всех облученных растений.

Для томатов в литературе предлагалось много методик получения полиплоидов обработкой колхицином (Bohn, 1947; Cook, 1936; Newcomer, 1941; Lindstrom a. Koos, 1931).

В данной работе для обработки черенков использовались 0,2% водный раствор колхицина и 0,2% раствор колхицина в касторовом масле (по методике Оголевец, 1960). Водный раствор наносили на точки роста ежедневно в течение 4—5 дней. Касторовое масло наносили на точки роста однократно, так как оно не высыхало в течение нескольких недель и даже месяцев, покрывало тонким слоем точку роста и близлежащие участки стебля. Видимо, касторовое масло оказывало сильное губительное действие на растения, так как обработанные побеги почти сразу же прекращали рост, на поверхности стебля образова-

лись опухоли, а через 1—3 месяца побеги погибали. Очевидно, эта методика, использованная на декоративных растениях в условиях открытого грунта, требует каких-то изменений для применения ее к томатам.

Под действием 0,2% водного раствора колхицина был получен диплоидный побег на одном из мутантных растений, давший начало диплоидному клону. Полученные диплоидные мутантные растения сохранили признаки гаплоидного мутанта, но



Рис. 4. Растения, полученные от семян, спонтанно возникших на гаплоидных облученных растениях. Слева — нормальное растение, справа — растение с измененным типом роста.

отличались от него более крупными размерами всех органов. Диплоид оказался стерильным, завязывал лишь крупные партенокарпические плоды. Попытки провести скрещивания диплоидного мутанта с немутантными исходными диплоидными растениями не дали положительных результатов. Причина стерильности пока остается неисследованной. Возможно, что эта мутация связана с какой-то хромосомной перестройкой, как это было обнаружено I. M. Lesley и M. M. Lesley (1961) у мутантной формы, сходной с полученной в нашей работе.

На гаплоидных облученных растениях, которые не обнаружили видимых морфологических мутаций, были получены завязавшиеся спонтанно семена. Из семян выросло 180 диплоидных растений, ничем не отличавшихся от обычных диплоидных,

за исключением трех растений, а именно двух с измененным типом роста (рис. 4), сходным с детерминантным, и одного пестролистного. Эти мутации должны быть отнесены также к соматическим, так как все черенки перед облучением были лишены цветков, и те цветки, из которых были получены семена, произошли из облученных соматических тканей. Очевидно, диплоидная мутантная форма явилась результатом объединения двух нередуцированных гамет в соцветии мутантного побега.

Пока получен только один мутантный диплоидный клон от обработки колхицином и три измененных растения от семенного потомства облученных растений, которые должны быть исследованы. Дальнейшая работа будет заключаться в получении диплоидных растений от других уже имеющихся гаплоидных мутантов.

В заключение необходимо отметить, что пока велся отбор лишь морфологических изменений как более простых, хорошо выраженных и удобных на начальных этапах работы. Более интересным представляется дальнейший поиск изменений в биохимизме, фазах развития и других признаках, изучение которых представляет интерес для селекции.

Выводы

1. При облучении рентгеновскими лучами у гаплоидных растений томата получены соматические мутации по морфологическим признакам. Ряд мутаций по признакам иного опушения и по окраске листьев получен повторно, т. е. мутации оказались однонаправленными и независимыми по происхождению.

2. Оптимальными дозами для получения соматических мутаций у гаплоидных томатов являются дозы 500—1000 р.

3. От одного из мутантных гаплоидных растений получено мутантное диплоидное растение, повторяющее особенности мутации на гаплоидном уровне.

4. Экспериментально показана возможность использования метода получения диплоидных мутантных форм путем использования гаплоидных соматических мутаций.

ЛИТЕРАТУРА

- Навашин М. С. Новая возможность в селекции. Семеноводство, № 2, 1933.
- Оголевец Я. Г. К методике экспериментальной полиплоидии с применением колхицина. Бюл. Гл. Бот. сада, в. 3, 1960.
- Чейз Ш. Получение гомозиготной диплоидной кукурузы из гаплоидной. Сб. «Гибридная кукуруза». 1955.
- Baur R. The induction of vegetative mutations in *Ribes nigrum*. Hereditas, 43, 323—337, 1957.

- Blakeslee A. F. a. Avery A. G. Methods of inducing doubling chromosomes in plants. 1933.
- Bishop C. J. Mutations in apples induced by X-radiation. *J. Hered.*, 45, 99—104, 1954.
- Bohn G. W. Colchicine treatment for use with tomato. *J. Hered.*, 38, 157—160, 1947.
- Cook R. C. A haploid Marglobe tomato. *J. Hered.*, 27, 433—435, 1936.
- Garia O. Utilizacion de haploides en el mejoramiento del algodon. *Turrialba*, 12, No 2, 1962.
- Granhall, Gustafson A. a. Nilsson F. X-ray effects in fruit trees. *Hereditas*, 35, 269—279, 1949.
- Granhall. X-ray mutations in apples and pears. *Hereditas*, 39, 149—155, 1953.
- Heiken A. a. Evertson G. The chimerical structure of a somatic solanum mutant revealed by ionizing irradiation. *Genetica*, v. 33, N 2, 1963.
- Lesley J. W. a. Lesley M. M. The cytogenetics of "flaked", a variegation in tomato affecting two cell layers. *Genetics*, v. 46, N 7, 1961.
- Lindstrom E. W. a. Koos K. Cytogenetic investigations of haploid tomato and its diploid and tetraploid progeny. *Amer. Journ. Bot.*, 18, 398—410, 1931.
- Morrison G. The occurrence and use of haploid plants in the tomato with especial reference to the variety Marglobe Intern. congress of genetics, v. 2, 137—139, 1932.
- Nei a. Masatoshi. The efficiency of haploid methods of plant breeding. *Heredity*, v. 18, N 1, 1963.
- Newcomer E. H. A colchicine induced homozygous tomato obtained through doubling clonal haploids. *Proc. Am. Soc. Hort. Sci.*, 38, 610—612, 1941.
- Rick C. a. Butler L. Cytogenetics of the tomato. *Advances in genet.*, 8, 267—382, 1956.

О ВЛИЯНИИ ВНЕШНИХ УСЛОВИЙ НА ПОЗДНИЙ ЭТАП ПРОЦЕССОВ МУТАГЕНЕЗА

Т. А. Орав

Институт экспериментальной биологии АН ЭССР

В настоящее время накопилось много данных о влиянии радиационного воздействия на живые организмы. Современные взгляды на развитие радиационного, в том числе генетического поражения, в наглядном виде приведены в известной схеме Бака и Александра (рис. 1).

Сравнительно хорошо изучен первый этап радиационного поражения, в течение которого происходит лучевое воздействие и возникают первичные нарушения в клеточных структурах, как в результате самого облучения, так и происходящих непосредственно после него физико-химических процессов, в частности ионизации и электронного возбуждения молекул, в том числе молекул воды. Продолжительность этого этапа не превышает тысячной доли секунды. Возникшие вследствие этих процессов вторичные нарушения дают начало весьма сложным циклам

превращений. Н. И. Нуждин (1959), Бак и Александер (1961) справедливо отмечают, что радиационные изменения могут возникать и развиваться только в условиях активно идущего обмена веществ, по меткому выражению Бака и Александера изменения развиваются обменом веществ. Н. И. Нуждин пишет,

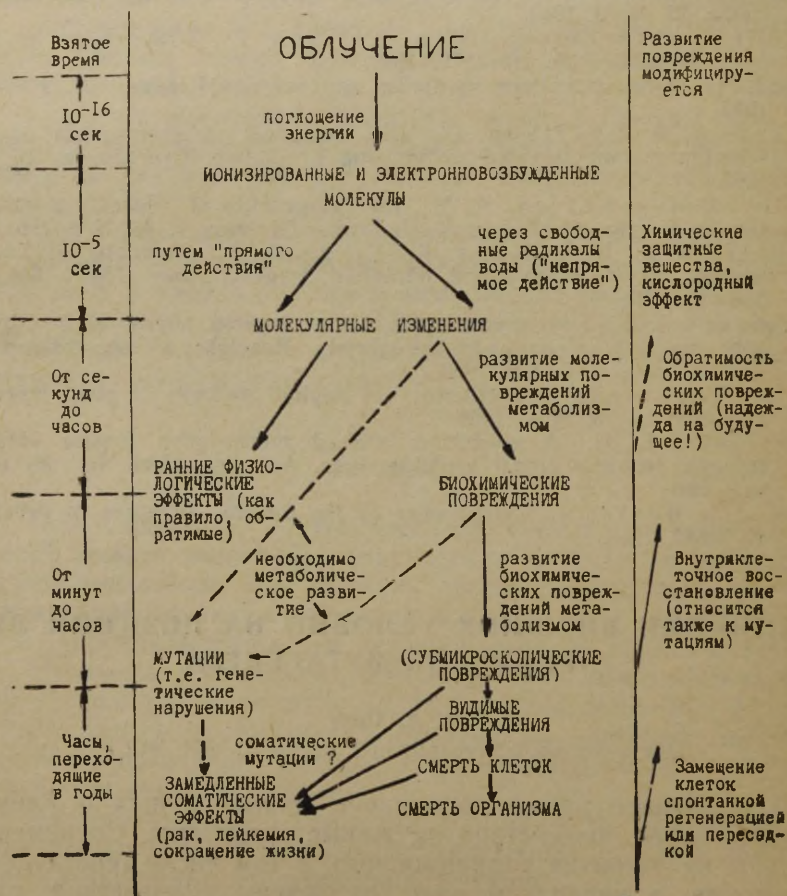


Рис. 1. Схема развития радиационного поражения (по Васц и Alexander, 1961).

что наследственные изменения, возникающие в результате воздействия ионизирующей радиации, «...являются результатом изменения метаболических процессов клеток и реализуются только при наличии активно идущего обмена веществ...» и что наследственная изменчивость — это «вынужденный процесс,

идуший на основе изменения типа обмена веществ, вызванного условиями жизни» (Нуждин, 1959, стр. 829).

До последнего времени преобладающее большинство радиобиологов понимало процесс мутагенеза механически как отбор возникших под влиянием облучения изменений. Такое понимание было свойственно в частности сторонникам теории мишени (Ли, 1963). В лучшем случае допускалось наличие наряду с «готовыми» изменениями «потенциальных» изменений и нарушений, которые в дальнейшем дают основу истинным изменениям. Так, Свэнсон (1956) называет потенциальными разрывами «поражения или места более слабых повреждений, способные в зависимости от тех или иных внутриклеточных условий как восстанавливаться, так и приводить к появлению полных разрывов» (стр. 412). Близкая к взглядам Свэнсона гипотеза выдвинута Лучником и Царапкиным (1959). Они считают, что ионизирующая частица, проходя через хромосому, вызывает в ней локальное изменение, способное в течение определенного срока и в определенных условиях реализоваться в виде разломов или же восстановиться. В этой гипотезе, однако, чувствуется влияние теории мишени, так как физиологическое состояние клетки рассмотрено как лимитирующий фактор, через который реализуются первичные изменения обмена веществ, имеющие место как в ядре, так и в цитоплазме.

Данные об активной роли условий внешней среды и обменных процессов в ходе развития радиационного поражения начали накапливаться уже в 20-е годы. Ансел и Винтемберггер (1925) установили, что при сохранении облученных рентгеновыми лучами яиц в холоде появление радиационных повреждений было задержано. Вскоре после этого (Vintemberger, 1930) был сформулирован вывод о значении клеточной активности для процессов радиационных повреждений. Результаты опытов Дарьи (1949) уже вполне совместимы с современными взглядами на действие защитных веществ; они показывают, что физиологи клетки не в состоянии объяснить влияние радиации только влиянием облучения на ядро и хромосомы. Накопилось много данных по кислородному эффекту и так называемым фото- и термореактивациям (литература см. Нуждин, 1959). Большинство работ по этим вопросам выполнено с учетом физиологических и цитологических изменений. Данные же о влиянии модифицирующих факторов на генетический эффект начали поступать несколько позже.

В 1937 г. были опубликованы результаты опытов Лобашева и Павловец, которые подвергали самцов дрозофилы после облучения длительному воздействию (до 24 суток) низкой для них температурой $+15^{\circ}$ и получили резкое увеличение частоты мутаций и транслокаций. В развитии физиологического подхода к мутационному процессу положительную роль сыграла пара-

некротическая гипотеза мутагенеза, предложенная М. Е. Лобашевым (1947). Согласно этой гипотезе образование мутаций происходит не в фазе повреждения клетки, а «в фазе восстановления — процесса нетождественной репарации субстанционных изменений» (стр. 25). Значение температурного фактора подтверждают наглядно и опыты Ватти (1961), которая применяла дополнительное температурное воздействие (+37°) через 1 час после облучения личинок дрозофилы линии Кантон-С (половые клетки на стадии сперматогониев) и обнаружила, что температурное воздействие приводит к увеличению частоты летальных мутаций, по сравнению с суммой изменений, возникающих при действии температуры и рентгенооблучения порознь — температурный контроль 0,11%, рентгеновский контроль 1,81%, дополнительное температурное воздействие — 3,82%. Температурное воздействие резко увеличивало в этом опыте также количество морфозов.

Опыты Вендта (1963) на культуре клеток сердца куриного зародыша дают основание считать, что низкие температуры в условиях культуры оказывают истинное защитное действие, т. е. снимают эффект облучения, в то время как при облучении целого организма или органа низкие температуры, как правило, лишь задерживают проявление эффекта облучения. Данные Вендта подтверждают значение непрямого действия облучения.

Основным этапом, в течение которого возможно направленное действие на ход мутагенеза, следует считать второй этап, когда происходит восстановление и развитие радиационных повреждений. Согласно схеме Бака и Александера (рис. 1) этот этап приводит к появлению мутаций (генетических нарушений) и субмикроскопических повреждений и длится, по-видимому, от секунд до часов и суток. Возникает вопрос: как проявляется этот этап при облучении сухих семян и каковы возможности активного вмешательства в происходящие при этом процессы? Уже при хранении облученных семян происходят определенные изменения, приводящие по мнению большинства авторов к усилению повреждающего эффекта, в частности к увеличению числа хромосомных нарушений (Guillemot, 1910; Stadler, 1930; Ehrenberg, 1954; Adams, Nilan, 1958; Nilan, 1955; Curtis, Howard, 1961; Васильев, Жуков, Спасская 1960 и др.). Однако другие опыты (Salser, 1956) показывают, что и в этом случае можно достичь совсем противоположных результатов в зависимости от условий хранения семян.

Ко второму этапу, по-видимому, относится и период прорастания семян. Интересные данные относительно этого периода приводят Шапиро и Бочарова (1960). В их опытах повышение температуры и продувание кислорода в период прорастания после облучения γ -лучами семян ячменя 'Винер' значительно увеличили количество хромосомных нарушений.

В опытах с вегетирующими растениями также отмечается, что наибольшие изменения происходят вскоре после облучения. Так, в опытах Н. Ф. Батыгина (1962) при дозах до 1000 р уже через 15 минут после облучения уменьшалась вязкость протоплазмы, а спустя час вязкость резко возрастала. После зна-

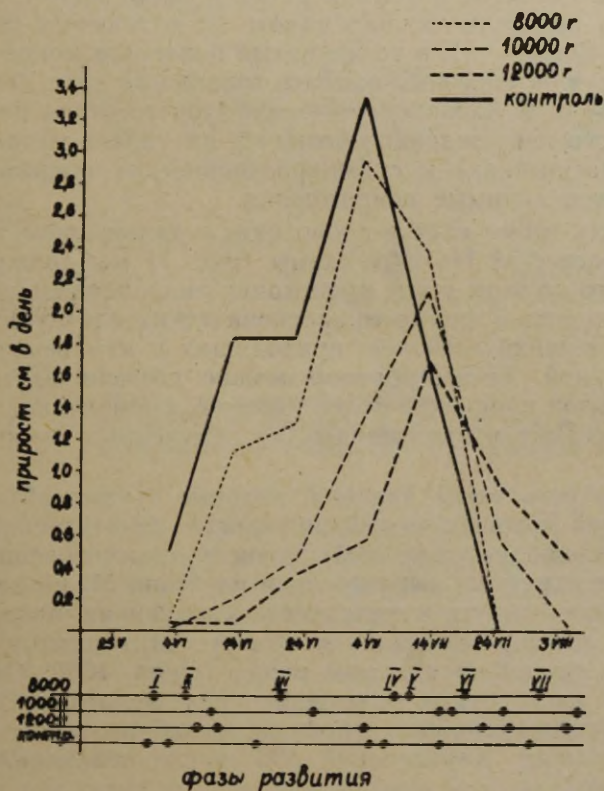


Рис. 2. Приросты облученных различными дозами растений. М₁ (сорт ячменя 'Харьковский 306', 1959 г.), I — 3-й лист; II — кушение; III — выход в трубку; IV — колошение; V — цветение.

чительных колебаний происходит восстановление нормального состояния. Более существенные сдвиги по вязкости происходят в течение первых 5—6 часов после облучения. Аналогичные данные им же получены в отношении динамики содержания сахара, аскорбиновой кислоты и белкового азота, а также дыхания.

Можно сделать вывод, что более резкие изменения в жизненных процессах клетки, как правило, происходят в течение

первых часов после облучения. Однако состояние относительного восстановления — это далеко не возвращение к норме. Как известно из многих работ, облучение даже нелетальными дозами вызывает значительную задержку роста. В наших опытах с двумя сортами ярового ячменя (γ -облучение, дозы 8, 10, и 12 кр) отставание в темпах роста у выращенных из облученных семян растений длилось вплоть до колошения (т. е. в течение более 2 месяцев), в то же время более или менее значительная гибель в опытах наблюдалась только при дозе 10 кр (рис. 2). В схеме Бака и Александера конец второго этапа развития радиационного повреждения обозначен на уровне мутаций (в том числе соматических) и субмикроскопических повреждений, переходящих в видимые повреждения.

Что же в таком случае происходит в дальнейшем, на позднем этапе мутагенеза? По сути схемы (рис. 1) мы должны предположить, что на этом этапе происходит лишь реализация готовых, однако скрытых в форме микроскопических или субмикроскопических изменений зачатков, приводящих к изменению морфогенеза растений. Таким образом можно объяснить, например, в наших опытах появление более узкого и длинного колоса с удлиненными осями у выращенных из облученных семян растений ячменя.

Однако есть такие явления, которые трудно объяснить как реализацией готовых изменений, так и соматическим отбором или спонтанной регенерацией. К числу таких явлений относится влияние агрофона выращивания растений M_1 на количественную и качественную изменчивость следующих поколений. Результаты, а также методика и объекты этих опытов, проведенных нами, подробно описаны ранее (Орав, 1962; Orav, 1962). В данном месте будут приведены лишь некоторые факты, демонстрирующие влияние агрофона на образование мутаций у ярового ячменя 'Харьковский 306' после облучения γ -лучами (доза 12 кр).

Облученные и контрольные семена высевались на двух различных агрофонах: на плодородной огородной почве, в течение многих лет удобрявшейся высокими дозами органических удобрений (условное название «высокий агрофон») и на полевой дерново-карбонатной почве, которая давно не удобрялась органическими и минеральными удобрениями («низкий агрофон»). Растения M_2 — M_4 выращивались в одинаковых условиях на «промежуточном» агрофоне. Количество мутантов отдельных групп, а также общее количество мутантов с учетом различных факторов, вызывающих отклонения по этому признаку, подвергались дисперсионному анализу. Опыт был повторен несколько лет подряд, в связи с чем учитывались и различия между годами выращивания (фактор «годы»). Результаты анализа приведены в табл. 1.

Таблица 1

Зависимость варьирования общего количества мутантов от факторов воздействия

Поклоение Тип изменчивости	M ₂			M ₃			M ₄		
	СКО	СС	F	СКО	СС	F	СКО	СС	F
Суммарная	7419	7		2105	7		5456	7	
Годы	16	1	0,2	578	1	49,4*	3160	1	1053*
Облучение	4325	1	46,0*	1200	1	102,6*	1275	1	425*
Агрофон	1058	1	11,3*	4	1	0,4	136	1	45*
Взаимодействия:									
Годы/облучение	§			283	1	24,6*	742	1	247*
Агрофон/облучение	1512	1	16,1*		§			§	
Агрофон/годы	§				§		137	1	46*
Остаточная	283	3		35	3		6	2	

Сокращения: СКО — сумма квадратов отклонений,

СС — количество степеней свободы.

Примечания: * — статистически доказано на уровне значимости 5%,

§ — взаимодействие незначительное, включено в остаток.

Влияние различных агрофонов отражается на количестве мутантов на статистически доказанном уровне как у M₂, так и у M₄. Влияние различий между условиями выращивания в разные годы отражается в M₂ слабее, чем влияние остальных факторов. В следующих же поколениях влияние данного фактора значительно повышается. Это, по-видимому, объясняется влиянием различий в метеорологических, а может быть, и других условиях среды в разные годы на процессы образования мутационной популяции.

Влияние агрофона на наследственную изменчивость может иметь место лишь на позднем этапе мутагенеза, когда согласно ранее приведенной схемы (рис. 1) происходит реализация «готовых» изменений, так как на более раннем этапе растение питается еще за счет веществ собственного эндосперма (начало фотосинтетической деятельности происходит не раньше, чем через 4—5 дней после посева). С целью изучения вопроса, какое значение в формировании изменений имеет обеспеченность молодых семян водой, нами уже поставлены специальные опыты.

Наши результаты подтверждаются данными Янушкевича (1962) о влиянии различных географических условий при выращивании M₁ на частоту хлорофильных нарушений в последующих поколениях. Семена яровых ячменей 'Винер' и 'Черновец' высевали в M₁ в Хабаровске, Красноярске, Литве, Латвии, Эстонии, Уссурийске, Архангельске и Москве. Показано суще-

ственное влияние условий выращивания на общее количество хлорофилльных мутаций. В появлении отдельных типов хлорофилльных нарушений наибольшие отклонения наблюдались в Хабаровском варианте, где при самой высокой частоте хлорофилльных нарушений вообще (0,35% у 'Винера' и 0,43% у 'Червонца') имелось много (более 25%) мутаций редкого в других местах типа *tigrina*. К сожалению, автор не провел анализа влияния отдельных факторов. Следует полагать, что основным влияющим фактором в этих опытах является температура.

Приведенные факты свидетельствуют о наличии малоизученного позднего этапа формирования мутаций, в течение которого, весьма вероятно, свою роль играют условия образования генеративных органов и половых элементов M_1 поколения. Эти факты дают надежду на то, что, применяя те или другие условия на определенных этапах органогенеза, удастся оказать активное направляющее воздействие на образование после облучения новой наследственности.

ЛИТЕРАТУРА

- Батыгин Н. Ф. О действии ионизирующей радиации на растение. Сборник трудов по агрономической физике. Вып. 10, Л.—М., 1962.
- Васильев И. М., Жуков Б. Г. и Спасская Т. С. Усиление эффекта рентгеновского облучения семян при их хранении. Биофизика, т. 5, № 5, 570—572, 1960.
- Ватти К. В. Исследование последствий х-лучей на мутационный процесс. Исследования по генетике I. ЛГУ, 12—18, 1961.
- Ли Д. Е. Действие радиации на живые клетки. Госатомиздат, М., 1963.
- Лобашев М. Е. и Павловец М. Т., 1937. Цит. по Ватти, 1961.
- Лобашев М. Е. Физиологическая (паранекротическая) гипотеза мутационного процесса. Вестник Ленинградского Госуниверситета, т. 8, 10—29, 1947.
- Лучник Н. В. и Царапкин Л. С. Об обратимости цитогенетических лучевых повреждений. Докл. АН СССР, т. 124, № 1, 213—216, 1959.
- Нуждин Н. И. Ламарк, Дарвин и современная биология. Агробриология, т. 6, 23—43, 1959.
- Орав Т. А. Индуцированные гамма-облучением наследственные изменения у ячменя и их зависимость от условий выращивания. Труды Института экспериментальной биологии II. Таллин, 52—70, 1962.
- Свэнсон К. Влияние напряжения кислорода на образование разрывов хромосом под действием ионизирующих излучений. Сб. «Вопросы радиобиологии», М., 404—416, 1956.
- Шапиро Н. И. и Бочарова Е. М. О двух видах радиационного последствия, выявляемых у семян ячменя. Доклады АН СССР, т. 133, № 2, 462—465, 1960.
- Янушкевич С. И. Влияние условий выращивания на хлорофилльные мутации в потомстве облученного ячменя. Агробриология, № 4, 617—619, 1962.
- Adams J. D. a. Nilan, R. A. After-effects of ionizing radiation in barley. II. Modification by storage of x-irradiated seeds in different concentrations of oxygen. Radiation Research, 8, 11—122, 1958.
- Ancel P. a. Vintemberger P., 1925. Цит. по Bacq, Alexander, 1961.

- Bacq Z. M. a. Alexander P. Fundamentals of Radiobiology, N. Y., 1961.
- Curtis H. J., Howard A. Delayed effects of radiation on seeds. "Radiobiology", London, 193—202, 1961.
- Duryee W. R. 1949. Цит. по Bacq, Alexander, 1961.
- Ehrenberg L. The influence of postradiation factors on effects produced in barley. Radiobiology symposium, 285—289, 1954.
- Guilleminot H., 1910. Цит. по Бреславец Л. П., 1946. Растение и лучи рентгена. М.—Л., 1960.
- Nilan R. A. Post-irradiation storage effects on chromosomes in barley seeds X-rayed at normally ineffective dosages, Genetics, v. 40, 588—652, 1955.
- Orav T. Välistfaktorite mõjust mutatsiooniprotsessidele. Eesti NSV Teaduste Akadeemia Toimetised. Bioloogiline seeria. XI k., Nr. 2, 150—155, 1962.
- Salser W. A., 1956. Цит. по Васильеву, Жуковой, Спасской, 1960.
- Stadler L. J. Some genetic effects of X-rays in plants. J. Heredity, v. 21, 3—19, 1930.
- Vintemberger P. 1930. Цит. по Bacq, Alexander, 1961.
- Wendt E. Über den Einfluss der Unterkühlung auf bestrahlte Zellen. Z. Zellforschung, Bd. 59, N 3, 309—325, 1963.

ЦИТОГЕНЕТИЧЕСКИЕ ЭФФЕКТЫ КИСЛОРОДНОГО ПОСЛЕДЕЙСТВИЯ ПРИ ОБЛУЧЕНИИ ПРОРОСТКОВ БОБОВ РЕНТГЕНОВЫМИ ЛУЧАМИ

В. М. Михельсон

Институт цитологии АН СССР

Кислородный эффект, т. е. увеличение лучевого повреждения в присутствии кислорода, является характернейшей чертой действия ионизирующей радиации на живые организмы. До последнего времени считалось общепризнанным, что кислород оказывает свое радиосенсибилизирующее действие только тогда, когда он присутствует в момент облучения. Допуск кислорода после облучения, даже сразу, не увеличивает лучевого эффекта (Giles, Riley, 1949; 1950; Giles, 1954; Wolff, 1961; Kihlman, 1961). Однако, начиная с 1957 года, стали появляться сообщения о том, что в определенных условиях на некоторых объектах можно получить кислородный эффект, т. е. увеличение лучевого повреждения, допуская кислород после облучения. Было показано (Glegg, 1957; Alexander, 1957; Эйдус, Кондакова, Отарова, 1958; Эйдус, Ганасси, 1960), что при облучении белков и других органических веществ *in vitro* в бескислородных условиях, допуск кислорода после облучения вызывает усиление лучевого эффекта. Это явление получило название кислородного последействия. Кислородное последействие было получено также в опытах, в которых живой объект облучали в нежизнеспособном состоянии, как-то: сухие семена ячменя (Caldecott, Johnson, North, Konzak, 1957; Шапиро, Бочарова, Белицина, 1959; Nilan, Konzak, Legault, Harle, 1961; Natarajan, Ahnstroem, Pal, 1962), сухие споры бактерий (Powers, Webb, Ehret, 1960), лягушки в

состоянии спячки (Бычковская, 1959; 1960), охлажденные клетки асцитной карциномы (Künkel, Schubert, 1958), а кислород допускали после облучения в момент перехода объекта в состояние активной жизнедеятельности (замачивание семян, проращивание спор, согревание лягушек и т. п.).

Возможность повлиять на уже облученную клетку в отношении увеличения или уменьшения повреждения очень важна для выяснения механизма действия излучений, во многом еще неясного. Однако до сих пор получить кислородное последствие на активно метаболизирующих живых объектах не удавалось.

Причиной невозможности выявить повреждающее действие кислорода после облучения могла служить конкуренция противоположного эффекта, который кислород оказывает на облученную клетку. В ряде работ отчетливо показано, что послерадиационное восстановление хромосом, поврежденных облучением, происходит гораздо быстрее в присутствии кислорода, чем без него (Wolff, Luippold, 1955, 1956; Карабаев и Корогодин, 1962). Мы предположили, что когда к объекту, облученному анаэробно, допускают после облучения кислород, имеет место конкуренция двух видов действия кислорода: увеличения повреждения, с одной стороны, и ускорения восстановления, с другой стороны. При этом, если регистрировать эффекты облучения по образованию структурных хромосомных aberrаций, т. е. через 6 и более часов после облучения (для большинства растительных объектов), повреждающее действие, как более слабое, полностью маскируется восстанавливающим действием.

Для того, чтобы расчленить эти два вида действия кислорода, были поставлены следующие опыты на проростках бобов *Vicia faba*.

В качестве критерия лучевого повреждения использовали не структурные хромосомные aberrации, а так называемую клейкость хромосом, наблюдаемую в первые часы и даже минуты после облучения. Выбор этого критерия был обусловлен следующими соображениями: восстановление поврежденных хромосом требует довольно продолжительного времени (Wolff, 1954; Wolff, Luippold, 1955; Лучник, Царапкин, 1959). Чтобы избежать маскирующего репарационного действия кислорода, необходимо было наблюдать возможно более ранние эффекты облучения. Клейкость хромосом имеет место в клетках, уже вступивших в профазу к моменту облучения, и поэтому достигает максимума приблизительно через 2 часа после облучения, когда структурных aberrаций еще почти нет (Alberti, Politzer, 1924; Pekarek, 1927; Sax, Swanson, 1941; Koller, 1943, 1953). Как выглядит клейкость хромосом в анафазе в корнях бобов, показано на рис. 1.

Опыты ставились следующим образом: 4-дневные проростки бобов с корешками длиной 6—8 см облучали в чистом азоте

(не более 0,0005% кислорода) на рентгеновском аппарате РУМ-11 дозой 200 р при мощности дозы около 50 р/мин. Сразу после окончания облучения (через 10 сек.) через сосуд с проростками начинали пропускать кислород. Время продувания кислорода варьировали от 30 сек. до 120 мин., после чего в сосуде восстанавливали анаэробные условия путем продувания чистого азота. В азоте проростки выдерживались до фиксации. Через разные промежутки времени (каждые 20 мин. до 2 часов) кончики корней фиксировали, окрашивали по Фельгену и приготавливали давленные препараты, в которых подсчитывали % анафаз со склеившимися хромосомами.

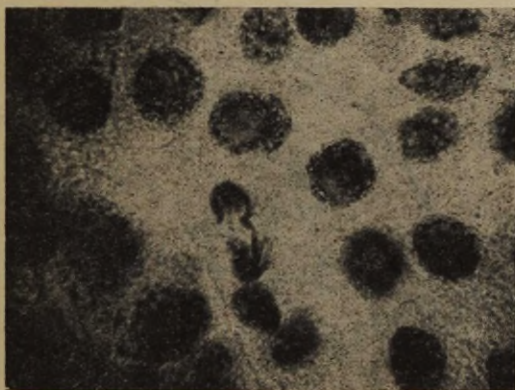


Рис. 1. Клейкость хромосом в анафазе в меристемной зоне корня боба через 2 часа после облучения.

Результаты представлены на рисунках. На рис. 2 видно, что по сравнению с числом поврежденных клеток, наблюдаемых без допуска кислорода, допуск кислорода на 1 мин. увеличивает число поврежденных анафаз; при допуске на 5 мин. % поврежденных анафаз оказывается приблизительно на уровне, наблюдаемом без допуска кислорода; при 10-минутном контакте с кислородом % поврежденных клеток снижается ниже анаэробного уровня. Дальнейшее увеличение времени контакта с кислородом вновь приводит к увеличению повреждения.

Для наглядности удобнее представить эти данные в другой системе координат. На рис. 3 (верхняя кривая) показана зависимость повреждения от продолжительности действия кислорода после облучения. Эти данные мы объясняем следующим образом.

Допуск кислорода на 1 мин. вызывает дополнительное повреждение, т. е. кислородное последствие, в то время как для существенного ускорения восстановительных процессов одномо-

нутного действия кислорода, видимо, недостаточно. Кислород, допущенный на 5 мин., наряду с повреждающим действием, оказывает и некоторое восстанавливающее действие — и эти два эффекта накладываются друг на друга, в результате чего число

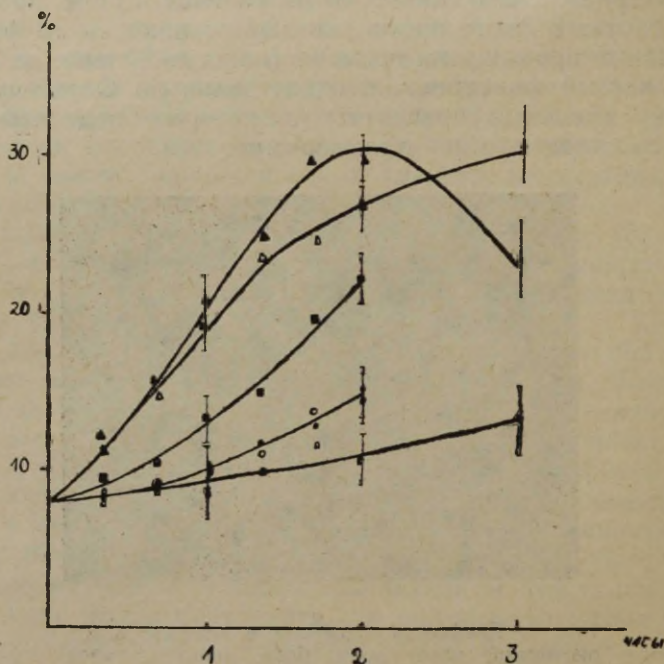


Рис. 2. Зависимость повреждения от сроков фиксации при разной продолжительности действия кислорода сразу после облучения. Светлые кружки — без допуска O_2 ; черные квадраты — допуск O_2 на 1 мин.; черные кружки — на 5 мин.; светлые квадраты — на 10 мин.; светлые треугольники — на 1 час.; черные треугольники — на 2 часа. По вертикали — % поврежденных анафаз, по горизонтали — сроки фиксации после облучения.

поврежденных клеток оказывается приблизительно таким же, как и без допуска кислорода. При увеличении продолжительности действия кислорода до 10 мин. репарирующее действие превалирует над повреждающим. Дальнейшее увеличение продолжительности действия кислорода (30, 60, 120 мин.) вновь приводит к увеличению % поврежденных клеток. Но этот подъем связан с тем, что, как показали работы Amoore (1961, 1962), в присутствии кислорода митоз протекает гораздо быстрее, чем

в анаэробных условиях, и клетки, облученные в стадии, чувствительной к развитию клейкости хромосом, быстрее достигают анафазы, в которой проводится наблюдение. Об этом говорит и характер кривых время-эффект при допуске кислорода на продолжительное время (рис. 2).

Таким образом, первый подъем кривой на рис. 3 трудно объяснить иначе, чем повреждающим действием кислорода после облучения, т. е. кислородным последствием.

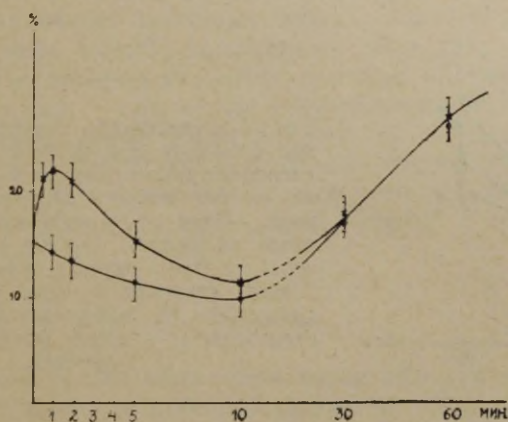


Рис. 3. Зависимость повреждения, наблюдаемого при фиксации через 2 часа после облучения, от продолжительности действия кислорода. Крестики — допуск O_2 через 10 сек. после облучения; кружочки — допуск O_2 через 3 мин. после облучения. По вертикали — % поврежденных анафаз, по горизонтали — продолжительность действия кислорода после облучения.

Для того, чтобы выяснить, как долго после облучения объект остается чувствительным к повреждающему действию кислорода, была проведена серия опытов с допуском кислорода на 1 мин. (наиболее выгодная продолжительность для кислородного последствия) через разные сроки после окончания облучения.

На рис. 4 показано, что уже через 3 мин. после окончания облучения кислород, допущенный на 1 мин., не увеличивает повреждения.

Однако, как видно из рис. 5, кислород, допущенный на 5—10 мин., ускоряет восстановительные процессы также и в том

случае, когда он допускается через 3 мин. после облучения. Допуск кислорода через 3 мин. на более продолжительное время ускоряет и митоз.

Эти данные, изображенные на рис. 3 (нижняя кривая), показывают, что при допуске кислорода через 3 мин. не наблю-

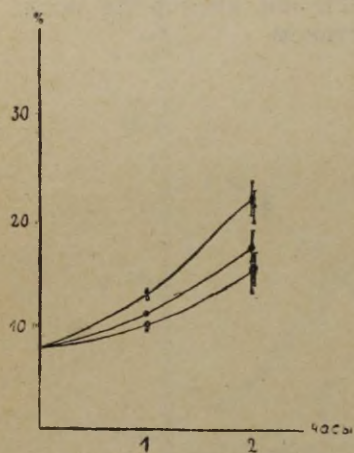


Рис. 4. Зависимость повреждения от сроков фиксации при разных сроках допуска кислорода после облучения. Светлые кружки — без допуска O_2 ; черные треугольники — допуск O_2 на 1 мин. через 10 сек. после облучения; светлые треугольники — через 1 мин.; черные кружки — через 2 мин.; крестики — через 3 мин. По вертикали — % поврежденных анафаз, по горизонтали — сроки фиксации после облучения.

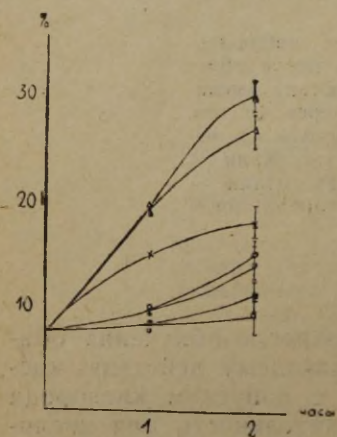


Рис. 5. Зависимость повреждения от сроков фиксации при разной продолжительности действия кислорода через 3 мин. после облучения. Светлые кружки — без допуска O_2 ; черные кружки — допуск O_2 на 1 мин.; черные квадраты — на 5 мин.; светлые квадраты — на 10 мин.; крестики — на 30 мин.; светлые треугольники — на 1 час.; черные треугольники — на 2 час. По вертикали — % поврежденных анафаз, по горизонтали — сроки фиксации после облучения.

дается первого подъема кривой, т. е. кислородное последствие отсутствует. Это доказывает, кроме того, что увеличение повреждения, вызываемое допуском кислорода на 1 мин. сразу после облучения, нельзя объяснить простым ускорением развития повреждения в присутствии кислорода.

Для выяснения того, какая концентрация кислорода необходима для проявления последствия, были поставлены опыты, в которых после облучения через сосуд с проростками продували газовые смеси, содержавшие 1%, 2%, 10%, 20% (воздух) и 100% кислорода. Показано, что 1%-ый и 2%-ый кислород не вызывают увеличения повреждения, 10%-ный кислород вызывает очень слабое последствие, тогда как воздух дает такой же эффект, как чистый кислород, т. е. выраженное кислородное последствие.

Полученные результаты, показывающие возможность выявить в определенных условиях опытов кислородное последствие на активно метаболизирующих объектах, хорошо согласуются с представлениями о том, что при облучении, наряду с короткоживущими кислородочувствительными состояниями (возможно, свободными радикалами), образуются долгоживущие состояния, часть которых способна реагировать с кислородом после облучения, вызывая дополнительное повреждение (Эйдус, 1956; 1960, Эйдус, Каюшин, 1960).

Выводы

1. Кислород после облучения вызывает три вида действия:
а) Увеличивает лучевое повреждение (кислородное последствие).

б) Ускоряет процессы пострadiационного восстановления.

в) Ускоряет прохождение митоза и тем самым — развитие повреждения.

2. Кислородное последствие (повреждающее) на проростках бобов можно обнаружить, если допускать кислород после облучения на короткое время (около 1 мин.) и пользоваться ранними критериями повреждения (клейкость хромосом).

3. Объект после облучения остается чувствительным к повреждающему действию кислорода в течение нескольких минут.

4. Для проявления кислородного последствия необходимо и достаточно 20%-ной концентрации кислорода.

ЛИТЕРАТУРА

- Бычкова И. Б. К вопросу о консервации лучевого повреждения в эпителиальных клетках роговиц лягушек, облученных в состоянии зимней спячки. Цитология, т. 1, № 4, 1959.
- Бычкова И. Б. Некоторые данные о механизме «консервации» лучевого эффекта в эпителии роговицы лягушки в условиях зимней спячки. Мед. радиология, т. 5, № 3, 1960.
- Карабаев Э. М. и Корогодина В. И. О роли кислорода в пострadiационном восстановлении клеток. Журн. общей биологии, т. 23, вып. 2, 1962.

- Лучник Н. В. и Царапкин Л. С. Об обратимости цитогенетических лучевых повреждений. Докл. АН СССР, т. 124, вып. 1, 1959.
- Шапиро Н. И., Бочарова Е. М. и Белицина Н. В. О «кислородном эффекте», наблюдаемом при лучевом повреждении растительных и животных клеток. Докл. АН СССР, т. 126, вып. 1, 1959.
- Эйдус Л. Х. О первичном механизме биологического действия излучений. Биофизика, т. 1, вып. 6, 1956.
- Эйдус Л. Х. О значении особенностей энергетических состояний макромолекул для понимания радиобиологических явлений. В сб. Физико-химические и структурные основы биологических явлений. Изд. АН СССР, М., 1960.
- Эйдус Л. Х., Ганасси Е. Э. О существовании нескольких типов скрытого повреждения в облученных молекулах миоина. Биофизика, т. 5, вып. 3, 1960.
- Эйдус Л. Х., Каюшин Л. П. Длительная консервация неспаренных электронов в макромолекулах после облучения белковых растворов. Докл. АН СССР, т. 135, вып. 6, 1960.
- Эйдус Л. Х., Кондакова Н. В., Отарова Г. К. О механизме «кислородного эффекта» в радиобиологии. Биофизика, т. 3, вып. 2, 1958.
- Alberti W., Politzer G. Über den Einfluss der Röntgenstrahlen auf die Zellteilung. Archiv für mikroskopische Anatomie und Entwicklungsmechanik, B. 100, 1924.
- Alexander P. Effect of oxygen on inactivation of tripsin by the direct action of electrons and alpha-particles. Radiation Research, v. 6, N 1, 1957.
- Amoore J. E. Dependence of mitosis and respiration in roots upon oxygen tension. Proceedings of Royal Society, v. 154, N 954, 1961.
- Amoore J. E. Oxygen tension and the rates of mitosis and interphase in roots. J. of Cell Biology, v. 13, N 3, 1962.
- Caldcott R. S., Johnson E. B., North D. T., Konzak C. F. Modification of radiation-induced injury by posttreatment with oxygen. Proceedings National Academy Science USA, v. 43, N 11, 1957.
- Giles N. H. Radiation-induced chromosome aberrations in *Tradescantia*. In "Radiation Biology", v. 1, part 2, McGraw-Hill Book Company, N-Y., 1954.
- Giles N. H., Riley H. P. The effect of oxygen on the frequency of X-ray induced chromosomal rearrangements in *Tradescantia* microspores. Proceedings National Academy Science USA, v. 35, N II, 1949.
- Giles N. H., Riley H. P. Studies on the mechanism of the oxygen effect on the radiosensitivity of *Tradescantia* chromosomes. Proceedings National Academy Science USA, v. 36, N 6, 1950.
- Glegg R. E. The influence of oxygen and water on the after-effect in cellulose degradation by gamma-rays. Radiation Research, v. 6, N 1, 1957.
- Kihlman B. A. Biochemical aspects of chromosome breakage. In "Advances in Genetics", v. 10, Academic Press, N-Y., 1961.
- Koller P. C. The effects of radiation on pollen grain development, differentiation and germination. Proceedings of Royal Society of Edinburgh, v. 61, N 4, 1943.
- Koller P. C. The cytological effects of irradiation at low intensities. Hereditas, v. 6, 1953.
- Kunkel H. A., Schubert G. Effects of protective agents applied after irradiation. Proceedings 2-d UN International Conference Peaceful Uses of Atomic Energy, v. 23, Geneva, 1958.
- Natarajan A. T., Ahnstroem G., Pal R. A. Studies of oxygen-effect on radiation-response of barley seeds. 2-d International Congress of Radiation Research. 1962.

- Nilan R. A., Konzak C. F., Legault, Harle J. R. The oxygen effect in barley seeds. In "Effects of Ionizing Radiation on Seeds", Vienna, 1961.
- Pekarek J. Influence of X-rays on nuclear and cell division in bean root-tips. *Planta*, v. 4, N 1, 1927.
- Powers E. L., Webb, R. B., Ehret, C. F. Storage, transfer and utilisation of energy from X-rays in dry bacterial spores. *Radiation Research*, suppl. 2, 1960.
- Sax K., Swanson C. P. Differential sensitivity of cells to X-rays. *American J. of Botany*, v. 28, N 1, 1941.
- Wolff S. Delay of chromosome rejoining in *Vicia faba* induced by irradiation. *Nature*, v. 173, N 4402, 1954.
- Wolff S. Some postirradiation phenomena that affect the induction of chromosome aberrations. *J. of Cellular and Comparative Physiology*, v. 58, N 3, suppl. 1, 1961.
- Wolff S. Metabolism and chromosome break rejoining. *Science*, v. 122, N 3161, 1955.
- Wolff S., Luippold H. E. The production of two chemically different types of chromosomal breaks by ionising radiation. *Proceed. Nation. Acad. Sci. USA*, v. 42, N 8, 1956.

О НЕКОТОРЫХ ГИСТОХИМИЧЕСКИХ ИЗМЕНЕНИЯХ В ПРОЦЕССЕ РЕГЕНЕРАЦИИ РАСТЕНИЙ

Х. Каллак

Тартуский госуниверситет

Познание сущности регенерационных процессов имеет глубокое теоретическое и практическое значение. Регенерация — это особая форма морфогенеза, восстановление нарушенных структурных и функциональных корреляций. Поэтому все успехи в изучении факторов, регулирующих регенерационные процессы, помогают нам понимать и процессы морфогенеза. С другой стороны, от успехов в познании и направлении процессов регенерации зависит эффективность нашей практической работы в области вегетативного размножения растений.

О регенерации растений написано немало работ. Подробно описана внешняя сторона этого явления. Достаточно солидными являются и наши знания в области микроскопических структурных изменений, происходящих в процессе регенерации. Но мало знаем мы еще о биохимических и физиологических процессах, сопровождающих восстановление утраченных частей.

Данная работа является частью более обширного исследования проблемы возрастной зависимости регенерационных процессов у растений. Цель этой работы — выяснение связи между регенерационной способностью растений разного возраста и некоторыми гистохимическими показателями соответствующих тканей.

Объектами исследования являлись коралловый томат (*Sola-*

num capsicastrum Link) и одуванчик (*Taraxacum officinale* Web.). Изучали динамику изoeлектрической точки (ИЭТ) и нуклеиновых кислот в процессе регенерации листовых и стеблевых черенков, отрезанных от растений разного возраста. ИЭТ определялась методом Пишингера, обработанным А. В. Рудаевой (1957). Для установления нуклеиновых кислот использовали известную реакцию на пиронин и метиловый зеленый по Тревану и Шарокка (Прозина, 1960). Метиловый зеленый окрашивает ДНК в зеленый цвет, а пиронин — РНК в красный цвет.

Динамику ИЭТ определяли в листовых черенках одуванчика. Сравнивали изменения ИЭТ в процессе регенерации 20—30-дневных листьев молодых сеянцев и крупных листьев цветущих растений. Из предыдущих исследований известно, что исходными тканями в возникновении адвентивных корней в листьях одуванчика являются флоэма и паренхимные клетки, окружающие проводящие пучки. ИЭТ определяли в ядрах этих тканей на 3, 8, 15 и 20 день после удаления листьев от растений. Определения провели при помощи микроскопа сравнения, в 3 повторностях. Целью определений было выяснение следующих вопросов:

1) изменяется ли ИЭТ изучаемых ядер в процессе регенерации;

2) наблюдаются ли различия в динамике ИЭТ в процессе регенерации молодых и старых листьев.

Ответ на первый вопрос оказался положительным. Из рисунка 1 видно, что ИЭТ тканей изменяется в ходе регенерации, сдвигаясь в более кислую сторону. Самой низкой величины достигает ИЭТ на 15 день, возвращаясь после этого в исходное положение. Если сравнивать молодые и старые листья, то оказывается, что ИЭТ ядер клеток флоэмы и паренхимных клеток у молодых листьев сдвинута в более кислую сторону. Более отчетливо это различие проявляется в динамике ИЭТ у ядер паренхимных клеток. Различие ИЭТ ядер флоэмных клеток у молодых и старых листьев менее заметно.

Динамику нуклеиновых кислот изучали в процессе регенерации листовых и стеблевых черенков кораллового томата и листовых черенков одуванчика. Для установления возрастной зависимости изменений в содержании нуклеиновых кислот сравнивали листья и стеблевые кусочки кораллового томата от растений в конце вегетативного периода, перед бутонизацией и от растений в генеративном периоде, в фазе плодоношения. В обоих случаях листовые и стеблевые черенки брались как с нижнего, так и с верхнего яруса растений. У одуванчика сравнивали молодые и старые листья, как и в случае определения ИЭТ. Основное внимание уделялось пиронинофилии исходных тканей регенерантов, установленных в результате гистологических исследований.

Из черешка листьев кораллового томата готовили постоянные препараты на 1, 6, 11 и 16 день после удаления листьев от материнских растений. Поперечные срезы черешка из материала, фиксированного в день операции, показывали довольно слабую реакцию на пиронин в районе проводящего пучка, т. е. в исходных тканях адвентивных корней. Черешки листьев верх-

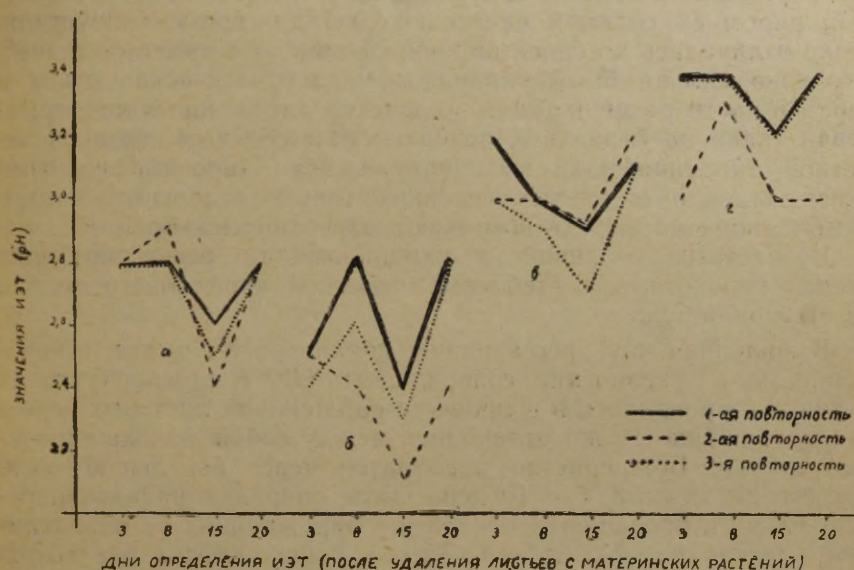


Рис. 1. Динамика ИЭТ в регенерирующих тканях листовых черенков одуванчика.
 а — ядра флоэмы в молодых листьях; б — ядра паренхимных клеток в молодых листьях; в — ядра клеток флоэмы в старых листьях; г — ядра паренхимных клеток в старых листьях.

него и нижнего яруса у растений в вегетативном и репродуктивном состоянии между собой заметно не отличались. Несколько более сильную пиронинофилию показывали лишь черешки верхних листьев в генеративном периоде. В флоэме, камбии и паренхимной части проводящего пучка рядом с пиронинофильной цитоплазмой заметны были и сравнительно крупные пиронинофильные ядра. Слабее всего на окраску реагировали черешки нижних листьев в генеративном периоде.

В ходе регенерации, т. е. на 6, 11 и 16 день после операции, заметно увеличивалась пиронинофилия исходных тканей регенерантов — камбиально-флоэмной части пучка, сердцевинных лучей и паренхимных клеток, окружающих проводящие пучки. Особенно ярко окрашивалась камбиальная зона проводящего пучка. Верхние и нижние листья у растений, находившихся в

вегетативном состоянии, между собой по пиронинофилии почти не отличались, соответствующие листья у растений в репродуктивном состоянии имели заметное различие: верхние листья показывали значительно более сильную пиронинофилию.

На увеличении содержания РНК в исходных тканях регенерантов указывали и препараты гипокотили и стеблевых черенков кораллового томата. Клиновидная раневая ткань, возникающая рядом с ксилемой около поверхности среза гипокотили, резко отличалась по своей пиронинофилии от остальных тканей. Особенно сильно были окрашены меристематические очаги в верхней части раневой ткани — зачатки адвентивных почек. Раневая ткань на базальной поверхности стеблевых черенков заметной пиронинофилии не обнаруживала. Пиронинофильными оказывались в стеблевых черенках только отдельные зоны в камбиальной части, где возникают адвентивные корни.

Возрастных различий в пиронинофилии регенерирующих тканей гипокотили и стеблевых черенков кораллового томата не было обнаружено.

Выявленная при регенерации кораллового томата закономерность — увеличение содержания РНК в регенерирующих тканях — проявилась и в процессе регенерации листовых черенков одуванчика. Резко отличались между собой молодые и старые листья. Большинство препаратов через базальную часть старого листа на 3, 6 и 10 день после операции никакой пиронинофилии в проводящих пучках и в окружающих их паренхимных клетках не показывало. Зато хорошо заметна все возрастающая пиронинофилия в регенерирующих тканях молодых листьев. Особенно ярко окрашены паренхимные клетки в боковых частях проводящего пучка, где обычно возникают адвентивные корни. Пиронинофильными оказывались не только ядрышки и цитоплазма, но и ядра.

Какие выводы можно сделать на основе проведенных исследований?

Как известно, ИЭТ является одним из основных показателей в характеристике коллоидно-химических свойств компонентов клетки. По образному выражению Г. И. Роскина, каждый организм представляет как бы мозаику ИЭТ, причем разные органы или ткани имеют свои характерные и относительно стабильные ИЭТ. При падении клеточной деятельности ИЭТ сдвигается в щелочную сторону, с наступлением же интенсивной жизнедеятельности наблюдается сдвиг ИЭТ в кислую сторону (Прокофьева-Бельговская и Капитонова, 1960; Роскин, 1946; Сергеев, Мельников, Сахнов и Кандарова, 1962). В ходе онтогенеза отмечается сдвиг ИЭТ в щелочную сторону (Макаров, 1953; Роскин, 1946; Рудаева, 1957). Кроме того имеются данные, что в раковых клетках происходит смещение ИЭТ в кислую сторону (Кедровский, 1951; Макаров, 1955).

Данные этой работы показывают, что в кислую сторону смещается ИЭТ тканей и в процессе регенерации. Самое низкое значение ИЭТ в молодых листьях одуванчика совпадает с временем образования корневых зачатков. Старые листья одуванчика, как правило, не регенерируют. Жизненные процессы в них идут уже на спад, что отчетливо отражается на ИЭТ соответствующих тканей. ИЭТ ядер флоэмных и паренхимных клеток у старых листьев значительно сдвинута в более щелочную сторону, по сравнению с молодыми листьями.

Но чем объяснить различие в динамике ИЭТ ядер флоэмных и паренхимных клеток у молодых и старых листьев? Это становится ясным, если поближе рассмотреть роль этих тканей в регенерации листовых черенков одуванчика. Паренхимные клетки, окружающие пучки, являются основной исходной тканью в образовании адвентивных корней у молодых листьев, активизированная флоэма включается в основном лишь в образование раневой древесины. Новые элементы проводящей ткани образуются иногда и в флоэме старых листьев после их удаления от материнских растений, но активизации паренхимных клеток в них никогда не замечали. Отсюда понятно, почему различия в динамике ИЭТ у молодых и старых листьев особенно резкие в ядрах паренхимных клеток и менее заметны в ядрах клеток флоэмы.

Нуклеиновые кислоты являются одними из важнейших компонентов живой клетки. Синтез организации живого тела происходит в тесной связи с нуклеиновыми кислотами. В них содержится генетическая информация для реализации процессов морфогенеза. Роль этих соединений проявляется и в процессе регенерации. Особенно отчетливы изменения в содержании РНК в регенерирующих тканях. На повышение содержания РНК при регенерации указывают в своих работах Г. И. Роскин (1946), Б. В. Кедровский (1951) и др., изучавшие в основном животные организмы. Данные этой работы показывают такое же явление на растительных объектах. В ходе регенерации увеличивается содержание РНК как в цитоплазме, так и в ядрах соответствующих тканей. Это говорит об активизации процессов синтеза в исходных тканях регенерантов.

Обнаруживается связь между регенерационной способностью и содержанием РНК в соответствующих тканях. Коралловый томат известен как растение с сильной регенерационной способностью. Хорошо регенерируют как листья, так и стеблевые черенки и гипокотили. Не наблюдается заметного различия в регенерационной способности у разновозрастных частей этого растения. Все это находит отражение в динамике содержания РНК в соответствующих частях кораллового томата в процессе регенерации. Мы не наблюдаем здесь резких различий.

С другой стороны, листья одуванчика показывают сильную

возрастную зависимость регенерационных процессов. Старые, т. е. развитые листья цветущих растений не способны регенерировать. Молодые листья сеянцев могут образовывать как корни, так и побеги. Это и отражается в динамике РНК в регенерирующих тканях.

В итоге можно сказать, что возрастная зависимость регенерационных процессов отражается в динамике ИЭТ и нуклеиновых кислот соответствующих тканей. Эти показатели тесно связаны между собой: сдвиг ИЭТ в кислую сторону связан с повышением содержания нуклеиновых кислот в клетках.

ЛИТЕРАТУРА

- Кедровский Б. В. Нуклеиновые кислоты в клетках поврежденного и больного организма. Успехи совр. биол., т. 32, вып. 3(6), 1951.
- Конарев В. Г. Пиронинофилия ядра как показатель состояния ДНК. Докл. Акад. Наук СССР, т. 120, № 2, 1958.
- Макаров П. В. Основы цитологии. Изд. «Сов. наука», М., 1953.
- Прозина М. Н. Ботаническая микротехника. «Высшая школа», М., 1960.
- Прокофьева-Бельгоская А. А. и Капитонова С. Х. ИЭТ цитоплазмы и ядерных элементов *Actinomyces streptomycini* Kras. Изв. Акад. Наук СССР, сер. биол., № 1, 1960.
- Роскин Г. И. Изoeлектрические пункты клеток и их изменения в норме, развитии и патологии. Успехи совр. биол., т. 22, вып. 2(5), 1946.
- Рудаева А. В. Некоторые теоретические предпосылки методики определения изoeлектрической точки и ее место в цитохимии. Труды Н.-и. института биологии и биол. фак-та Харьковского ордена Трудового Красного Знамени гос. ун-та им. А. М. Горького, т. LXXIX, в. 26, 1957.
- Сергеев Л. И., Мельников В. К., Сахнов Н. С., Кандарова И. В. Динамика ИЭТ протоплазмы клеток и РНК в тканях однолетних побегов древесных растений. II научн. конф. по нукл. кислотам растений. Рефераты докладов, 1962.
- Naylor E. E. The Hydrogen-ion Concentration and the Staining of Sections of Plant Tissue. Am. Journ. Bot., v. 13, No 5, 1926.
- Terper H. B., Gifford E. M. Detection of RNA with Pyronin. Stain Technology, v. 37, No 1, 1962.

РАЗНОКАЧЕСТВЕННОСТЬ РАСТИТЕЛЬНЫХ ОРГАНИЗМОВ

И. П. Белоконь

Киевский госуниверситет им. Т. Г. Шевченко

Своими классическими исследованиями И. В. Мичурин (1948) показал, что растительный организм в начале развития в большей мере подвержен влиянию внешних условий, затем становится менее податливым к этому влиянию, еще позже он становится практически константным. Это заключение оказалось исключительно плодотворным в практической деятельности при выведении новых сортов сельскохозяйственных растений и пород домашних животных.

Своими исследованиями И. В. Мичурин отверг статический подход к растительному организму и поставил задачу рассматривать его в динамике, в процессе его развития. Такой подход к растительному организму уже оказал большую помощь в развитии различных вопросов ботанической науки и в том числе физиологии и генетики растений. Не будем касаться многих из этих вопросов, укажем только на влияние возраста родителей на свойства потомства, широко изучаемое в последнее время в опытах как с растениями, так и с животными, а также на замечательные результаты, полученные А. А. Табенцким (1947) при изучении структуры хлорофиллового зерна. Этими исследованиями показано, что не только целый организм, но и все его части на протяжении развития организма неодинаковы. В связи с этим возникла необходимость исследовать растительный организм на протяжении всего онтогенеза: в начальный период, в период наиболее интенсивного развития и в конце развития. С другой стороны, оказалось, что многие исследования, произошедшие только в одно какое-либо время, фактически неполноценны или даже несостоятельны в научном отношении.

Остановимся, однако, несколько подробнее на разнокачественности различных частей растительного организма, установленной также И. В. Мичуриным и детально изученной его многочисленными учениками и последователями, которая была названа генетической разнокачественностью (Лысенко, 1952).

Учение о генетической разнокачественности растительных организмов основывается на данных практики сельского хозяйства и широко используется в практической деятельности по выведению новых сортов сельскохозяйственных культур. Совершенно очевидно, что разные части растительного организма, формирующиеся в разных условиях и по-разному реагирующие на эти условия, имеют неодинаковую наследственную природу. Теперь только слепо верующие догматики продолжают считать, что растительный организм в разных частях обладает одинаковой наследственностью. Тот же, кто подходит к изучению растительного организма без предубеждений и заученных схем, кто рассматривает его в тесной связи с окружающей средой, как этого требует мичуринское учение, и особенно тот, кто практически занимается выращиванием растений, селекцией, на каждом шагу видит подтверждение генетической разнокачественности растительных тканей. Только этим, в частности, можно объяснить широко применяемый отбор вегетативно размножаемых растений.

На какой же основе покоится генетическая разнокачественность растительных тканей? По этому вопросу отечественной и зарубежной наукой накоплен огромный фактический материал, в котором мы и попытаемся разобраться, используя, разумеется, в первую очередь собственные исследования, а также исследо-

вания, проведенные в Киевском университете. Понимая, что весь фактический материал невозможно изложить в краткой статье, мы попытаемся остановиться на главных и наиболее интересных с нашей точки зрения исследованиях по интересующему нас вопросу.

Еще В. Гете (1780) обратил внимание на закономерное различие последовательно появляющихся вегетативных органов растений. Различие степени рассеченности листовой пластинки, а также характера листовой пластинки и соотношения между длиной ее и длиной черешка у разных листьев на одном растении неоднократно отмечалось при описании ряда культур, в том числе шелковицы, хлопчатника, канатника, сахарной свеклы и других растений. Но особенно широкую известность получили классические исследования Н. П. Кренке (1940) морфологических различий разных листьев на растении, значение которых не может быть поколеблено отдельными недоработками и ошибочными положениями, высказанными им при формулировании теории циклического старения и омоложения растений, что объясняется прежде всего тем, что этот замечательный труд автор писал, как известно, будучи тяжело больным и не успел его закончить.

Двулучевая кривая, графически отображающая характер листьев на растении, подтверждается другими авторами на большом количестве растений.

Не менее интересны и отличия в анатомическом строении различных частей одного и того же растения, установленные впервые В. Р. Заленским (1904), который обнаружил более высокую ксероморфность строения вышерасположенных листьев по сравнению с анатомическим строением листьев, расположенных на том же растении ниже. Не будем касаться здесь весьма оригинальной судьбы этого классического исследования, рассмотренной нами ранее (Белоконь, 1954, 1961).

После появления замечательного труда В. Р. Заленского эта закономерность была установлена различными авторами на других растениях, в том числе и на хвойных (Моисеева, 1938а, 1938б; Білокінь, 1950); подтверждена она также на разных частях стебля (Александров, Александрова, Тимофеев, 1927а, 1927б) и корня (Онищенко, 1953).

Следует также отметить, что некоторые авторы наблюдали отдельные отклонения от этой закономерности. Изучению их, к сожалению, не уделялось достаточного внимания, хотя они, по-видимому, дадут возможность лучше понять эту закономерность.

В. Р. Заленский (1911, 1918) одним из первых установил и различия физиологических процессов в разных частях растения. Он, в частности, изучал величину осмотического давления разных листьев и различных участков листовой пластинки.

Различия физиологических процессов в разных частях растения изучали Н. А. Максимов (1926) и его сотрудники, которые в общем подтвердили наблюдавшиеся Заленским анатомические различия.

Очень интересным в этом отношении является изучение в различных частях растения содержания воды, играющей столь важную роль в физиологических процессах. Например, изучая содержание воды в разных листьях на растении, одни авторы наблюдали наибольшее количество ее в нижних листьях, другие, наоборот, в верхних, третьи — в средних, четвертые наблюдали примерно одинаковое количество воды в разных листьях на растении, пятые отмечали разный характер распределения воды у разных растений; наконец, сравнительно недавно было установлено, что содержание воды в разных листьях растений изменяется по мере их развития: вначале воды больше в верхних листьях, затем — в средних и к концу вегетации — в нижних (Белоконь, 1948). При внимательном изучении этой закономерности наблюдается та же двуплечая кривая, установленная Н. П. Кренке для морфологических показателей. Интересно, что подобные изменения наблюдаются и в интенсивности фотосинтеза, активности ряда ферментов и других показателей разных листьев.

Известно также, что изучение распределения различных веществ в разных частях растения показало, что одни из них имеют акропетальный, а другие — базипетальный градиент (Молотковский, 1961).

Какие бы причины различий морфолого-анатомических и физиолого-биохимических показателей различных частей растений не выдвигали те или иные авторы, все же роли возраста растений, в котором образуются органы растений и их части, равно как и роли внешней среды при формировании их, отбрасывать нельзя.

Значительный интерес представляет разработанное И. В. Мичуриным и Т. Д. Лысенко положение о стадийной разнокачественности тканей растений. Ниже расположенные ткани растений являются, как известно, стадийно более молодыми, чем выше расположенные. При этом следует, однако, указать, что подобное положение усматривалось только у надземных стеблевых частей растений. Относительно корня же полагали, что он весь является стадийно молодым. Некоторые авторы указывали даже на какое-то омоложение клеток при образовании корня. Так получалось определенное несоответствие: с одной стороны, известно, что стадийное старение наблюдается в клетках растений, продолжается оно во время роста клетки и заканчивается с делением ее, а, с другой стороны, клетки корня растут, но как будто стадийно не стареют. Совершенно очевидно, что, говоря о клетках корня, можно иметь в виду лишь некоторое замедле-

ние старения, так как они расположены в менее изменчивой среде, но совсем отбрасывать их старение — это значит отбрасывать их развитие.

В последнее время появляется все больше указаний на то, что и корень в разных частях неоднороден, причем чем дальше от корневой шейки расположен участок корня, тем он будет стадийно более старым (Сидоренко, 1954).

Непонятным оставалось также деление камбиальных клеток. Эти клетки делятся, стебель и корень утолщаются, а вместе с тем говорилось, что если срезать стебель взрослого дерева, то поросль, выросшая на пне, будет стадийно молодой, такой же, какими были подобные клетки, расположенные на той же высоте у основного стебля. Это действительно иногда может иметь место, когда поросль вырастает из спящих почек, которые, например, у дуба, сохраняются в виде своеобразных желваков под корой. Но, как показали исследования ряда авторов, корневая поросль молодых и взрослых, а тем более старых деревьев, неодинакова — она вступает в плодоношение одновременно, что говорит о разной их стадийности (Казарян, 1959). Об этом же говорит и явление каулифлории.

Наконец, до недавнего времени оставался несогласован вопрос стадийного старения клеток с существующим представлением о делении клеток. Обычно различали два типа деления клеток: инэквальное, или неравное, и эквальное — равное. Под инэквальным делением подразумевали такое деление, при котором можно наблюдать неравенство (имеется в виду прежде всего размера клеток) так называемых дочерних клеток: деление материнской клетки пыльца, материнской клетки зародышевого мешка, деление клеток при образовании устьиц, желез, волосков, каменистых клеток у плодов ряда растений, деление клеток при образовании члеников решетчатой трубки и клеток-спутников, образование разных типов клеток у сфагновых мхов, хары, пестролистных форм и некоторых других; инэквальное деление имело место при так называемом почковании клеток и допускалось при амитотическом делении клеток вообще. Все же остальные случаи деления, являющиеся результатом митоза, считались эквальными — равными. При этом утверждалось, что при митозе (кариокинезе) две так называемые дочерние клетки одинаковы между собой и с материнской клеткой. Предполагалось в связи с этим, что амитоз — весьма редко встречающийся способ деления клеток, или способ, свойственный клеткам отмирающим, малоспециализированным и т. д. Теперь, благодаря прежде всего исследованиям ряда советских ученых, прочно вошел в науку взгляд, что амитоз — довольно распространенный способ деления клеток (при этом установлен ряд типов немитотического деления клеток), встречающийся и у нормальных, в том числе и высокоспециализированных клеток.

С другой стороны, в наше время все больше распространяется мнение о том, что при митозе образуются неравные клетки. Наши, еще не опубликованные, исследования также показали, что неравное деление клеток путем митоза — явление весьма распространенное.

Эти данные полностью подтверждают высказанное О. Б. Лепешинской (1958) мнение, что при делении клеток образуются не две дочерние клетки, но одна материнская, другая — дочерняя. У некоторых растений (в случае наличия одной верхушечной инициальной клетки) материнская клетка уже больше вообще не делится, в иных же случаях она еще может делиться, но количество делений ее будет меньшим, чем количество делений клетки более молодой — дочерней. Такой взгляд на деление клеток вполне согласуется с представлением о полярности (Vöchting, 1876) и в частности — полярности клеток.

Следовательно, при ближайшем изучении, применяя более тонкую методику, всегда можно обнаружить неравность (если не размера, то физиологических и биохимических свойств) двух рядом расположенных клеток, образовавшихся в результате деления одной клетки. Следовательно, в природе существует только неравное — инэквальное деление клеток и совершенно отсутствует так называемое эквальное деление. Только исходя из этой позиции можно понять развитие организма.

Генетическая разнокачественность свойственна не только вегетативным органам растений, но и генеративным. С. Г. Навашин (1898, 1910), описывая открытое им двойное оплодотворение у цветковых растений, говорил, что генеративные «ядра», как он тогда считал **, неодинаковы, они по-разному окрашиваются и одно из них устремляется к яйцеклетке, а второе — ко вторичному ядру зародышевого мешка. В той же лаборатории Киевского университета В. В. Финн (1941) установил различие четырех материнских клеток пыльцы в тетраде. Но особенно обстоятельные исследования разнокачественности генеративных клеток провела в Ботаническом саду им. акад. А. В. Фомина Киевского госуниверситета К. Ю. Кострюкова (Белоконь, 1962). Она, в частности, чрезвычайно убедительно показала различие двух спермиев пыльцевой трубки (Кострюкова, 1951, 1961).

В последнее время установлено много примеров различия мужских и женских половых элементов в разных частях соцветия, из которых образуются разные плоды и семена. Особенно велики различия плодов и семян из разных частей кроны дерева. Важно также то, что растения, выросшие из этих неодинаковых семян, будут различны по скорости роста, времени вступления в

** Первым установил, что генеративная клетка пыльцы делится не на два генеративных ядра, а на две клетки — спермии, В. В. Финн (Белоконь, 1958).

пору плодоношения и т. д. Так, в исследованиях, проведенных в Ботаническом саду Киевского госуниверситета М. В. Туркевичем (1955), обнаружено, что характер семян зависит как от места образования семян в кроне, так и от возраста растений: у более молодых деревьев лучшие семена получены от семян верхней части кроны, у деревьев среднего возраста — от семян средней части кроны и у деревьев старых — от семян нижней части кроны, т. е. здесь в общем повторяется установленная Н. П. Кренке для морфологических показателей двуплечая кривая.

Семена из различных частей кроны дерева и отдельных соцветий различаются между собой прежде всего весом и размером. Применяемая в практике сортировка семян без учета расположения их в соцветии проводит именно такой отбор: отбираются самые крупные и наиболее тяжелые семена, которые образовались в лучших условиях на растении и которые, как правило, дают лучшие семена. Правда, как показали исследования ряда авторов, наибольшие урожаи получены при применении крупных, но не самых крупных семян. Это объясняется тем, что наиболее крупные семена, образовавшиеся в исключительно благоприятных условиях, как более изнеженные, попав в посредственные почвенные условия, могут дать меньший урожай, чем семена немного меньшего размера. С другой стороны, известно, что передовики социалистического сельского хозяйства употребляют для посева наиболее крупные семена и, применяя значительные нормы удобрений, получают рекордно высокие урожаи.

Мы поставили перед собой задачу разобраться хотя бы в общих чертах в огромном фактическом материале, в этой, по выражению К. А. Тимирязева (1948), «заболоченной» области нашей науки. Вопрос, затронутый нами, выходит далеко за пределы одной какой-либо науки и непосредственно касается ряда наук. Это действительно общебиологический вопрос. На разработку такого рода вопросов ориентирует нас Постановление ЦК КПСС и Совета Министров СССР «О мерах по дальнейшему развитию биологической науки и укреплению ее связи с практикой».

Подводя итоги, можно прийти к заключению, что морфолого-анатомические и физиолого-биохимические показатели, изменяющиеся в связи с развитием растительного организма под влиянием внешних условий, являются основой генетической разноразличности растительных тканей, ее материальным базисом.

ЛИТЕРАТУРА

Александров В. Г., Александрова О. Г., Тимофеев А. С.
Опыт количественного учета водопроводящей системы стебля и черенков (материалы к выяснению динамики в строении проводящей систе-

мы). Труды Ленингр. об-ва естествоисп., отд. бот., т. LVII, в. 3, 3—22, 1927а.

- Александров В. Г., Александрова О. Г., Тимофеев А. С. Versuch einer Größenberechnung der Wasserleitungssysteme des Stengels und der Blattstiele. Materialien zur Kenntnis der Dynamik in Bau des Leitungssystems. Planta, Bd. 3, H. 1, 60—75, 1927б.
- Белоконь И. П. О содержании воды в различных листьях одного и того же растения. Наукові записки (Київ. держ. ун-ту), т. VII, в. VI. Труды бот. саду ім. акад. О. В. Фоміна, № 19, 203—211, 1948.
- Білокінь І. П. Підтвердження закономірності Заленського у хвойних. Наукові записки [Київ. держ. ун-ту], т. IX, в. VII, Труды біолого-грунтозн. фак-ту, № 5, 123—130, 1950.
- Білокінь І. П. До 50-річчя закону Заленського. Бот. журнал АН УРСР, т. XI, № 4, 85—98, 1954.
- Белоконь И. П. Владимир Вильгельмович Финн (1878—1957). Бот. журнал, т. XLIII, № 9, 1351—1353, 1958.
- Белоконь И. П. История открытия закономерности Заленского и новейшие исследования по ее изучению. Труды Ин-та истории естествозн. и техники, т. 36. История биол. наук, в. 8, 305—309, 1961.
- Белоконь И. П. Ксения Юльевна Кострюкова (к 70-летию со дня рождения). Бот. журнал, т. XLVII, № 11, 1701—1703, 1962.
- Заленский В. Р. Материалы к количественной анатомии различных листьев одних и тех же растений. Известия Киев. политехн. ин-та, кн. IV, в. 1, 212, 1904.
- Заленский В. Р. Осмотическое давление и испарение различных листьев одних и тех же растений. Протоколы заседаний Киев. об-ва естествоисп. за 1911 год (зас. 5. XI), 50—51, 1911.
- Заленский В. Р. Осмотическое давление клеточного сока в листьях различных этажей. Известия Саратов. обл. с. х. оп. ст., т. 1, в. 5—6, 33—43, 1918.
- Казарян В. О. Физиологические основы органогенеза растений. Ереван, 426, 1959.
- Кострюкова К. Ю. До питання про різноякісність сперміїв-клітин, що походять з однієї пилкової трубки. Бот. журнал АН УРСР, т. VIII, № 3, 16—30, 1951.
- Кострюкова К. Ю. Новые данные о движении спермиев покрытосемянных. Сб. Морфогенез растений, II, Изд. МГУ, 437—440, 1961.
- Кренке Н. П. Теория циклического старения и омоложения растений. М., Сельхозгиз, 135, 1940.
- Лепешинская О. Б. Происхождение клеток из живого вещества и роль живого вещества в организме. М., АМН СССР, 211, 1950.
- Лысенко Т. Д. Агробіологія. Роботи по вопросам генетики, селекции и семеноводству. М., Сельхозгиз, 781, 1952.
- Максимов Н. А. Физиологические основы засухоустойчивости растений. 26-е прилож. к Трудам по прикл. бот., ген. и сел., 436, 1926.
- Мичурин И. В. Сочинения, т. I. Принципы и методы работы. Изд. 2, М., Сельхозгиз, 715, 1948.
- Мойсеева М. Н. До анатомічної будови хвоїнки і деревини української сосни. Збірник праць, присв. пам'яті акад. О. В. Фоміна. Київ., АН УРСР, 241—301, 1938а.
- Моисеева М. Н. Relation between structure of pine leaves and their position on the tree. Nature, v. 141, N 3571, p. 649, 1938б.
- Молотковский Г. Х. Полярность развития растений. Львов—Черновицы, 265, 1961.
- Навашин С. Г. Resultate einer Revision der Befruchtungsvorgänge bei *Lilium martagon* und *Fritillaria tenella*. Bull. de l'Acad. des Sci. de St. Petersbourg, v. 9, N 4, 377—382, 1898.
- Навашин С. Г. О самостоятельной подвижности мужских половых ядер

- у некоторых покрытосемянных растений. Записки Киев. об-ва естествоисп., т. 20, в. 4, 321—336, 1910.
- Онищенко И. И. Анатомическое строение корней дуба на различной глубине залегания. Агробиология, № 2, 130, 1953.
- Сидоренко П. Г. Качественные изменения корневой системы в процессе индивидуального развития плодовых растений. Автореферат диссертации, Киев, 1—16, 1954.
- Стрешинский М. О. Спорообразование и полярность бактериальной клетки. Журнал общ. биол., т. XVI, № 6, 480—485, 1955.
- Табенцкий А. А. Структура хлорофиллового зерна как показатель жизнедеятельности листа. Известия АН СССР, сер. биол., 5, 609—632, 1947.
- Тимирязев К. А. Мысли Климента Аркадьевича Тимирязева об очередных задачах науки. Агробиология, 6, 3—12, 1948.
- Туркевич М. В. Особливості насіння з різних частин крони дерева. Наукові записки (Київ. держ. ун-ту), т. XIII, в. XV, Праці бот. саду ім. акад. О. В. Фоміна, № 24, 109—117, 1955.
- Финн В. В. Об оплодотворяющих элементах и половом процессе у покрытосемянных растений. Яровизация, 2(35), 7—12, 1941.
- Goethe J. W. Versuch die Metamorphose der Pflanzen zu erklären. Gotha, 1780.
- Málek I. O dělení bakterií. Čsl. biologie, r. 2, N 1, 10—14, 1953.
- Málek I. O množení a pěstování mikroorganismů, zvláště bakterií. Práce Čsl. Akad. věd, sek. biol., 2, 170, 1955.
- Němec B., Pastýrik L. Všeobecná botanika. II. Fyziologie. Bratislava, SAVU, 637, 1949.
- Vöchting H. Über Organbildung im Pflanzenreich. Bonn, 258, 1878.
- Weismann A. Über die Dauer des Lebens. Jena, 1882.

О ХРОМАТОГРАФИЧЕСКОЙ ХАРАКТЕРИСТИКЕ НЕКОТОРЫХ ИНДУЦИРОВАННЫХ КОЛХИЦИНОМ ИЗМЕНЕНИЙ В ПРОРОСТКАХ ЯЧМЕНЯ

Л. Я. Ярвекюльг, Ю. Г. Павел

Тартуский госуниверситет

Применение колхicina существенно обогатило арсенал приемов направления наследственности. Несмотря на широкое использование явления полиплоидии в сельском хозяйстве (Müntzing, 1961; Карпеченко, 1940) и обширные исследования, посвященные физиологическим, а также некоторым биохимическим изменениям, сопровождающим экспериментальную полиплоидию, многие вопросы нуждаются еще в уточнении и разрешении (Eigsti, Dustin, 1955; Бреславец, 1963).

В генетических исследованиях все более и более важную роль приобретают биохимические методы. Особенно существенны энзимологические исследования и определение первичной структуры белка. Оба метода требуют немалой затраты времени и, кроме того, при энзимологических исследованиях очень важно предварительно знать ферментную систему, в которой встречаются характерные для индуктора изменения. Проведение подобных исследований является довольно трудоемкой работой, которая не всегда возможна в генетическом анализе. Ввиду этого для генетических исследований особенно важны те методы, ко-

торые способствуют одновременному изучению многих проб. Одним из таких методов является метод бумажной хроматографии. Далее, во многих гибридологических анализах, в первую очередь, для генетика представляют интерес качественные факторы, обнаружение которых возможно при помощи модификации бумажной хроматографии, примененной по Буззати-Траверзо (1953). Этот метод заслуживает внимания в том отношении, что здесь отпадают как предшествующее приготовление, так и обогащение материала.

В связи с этим, мы постарались применить данную методику и в настоящей работе, в целях установления того, вызывает ли колхицин относительно большие качественные изменения у проростков ячменя, являющиеся определяемыми с использованием вышеуказанной модификации. Это может способствовать разрешению вопроса о том, вызывает ли удвоение хромосомного набора существенное увеличение концентрации только некоторых групп веществ, или же полиплоидия сопровождается пропорциональным повышением концентрации всех составных частей.

Хотя использованный метод, по сравнению с методами, при которых прибегают к обогащению отдельных групп составных частей, является менее точным и характеризуется меньшей способностью разделения, он все же имеет и некоторые преимущества, которые состоят в его простоте, быстроте и возможности проводить анализы на уровне индивидуума.

Ниже приводится описание методики, использованной нами при изучении влияния колхицина на содержание некоторых групп веществ при прорастании ячменя. Зерна ячменя сорта 'Юбилейный' намачивали в водопроводной воде в течение суток. Затем подопытные зерна выдерживались в 0,2% растворе колхицина в течение четырех часов. После этого зерна помещались на фильтровальную бумагу, где они прорастали при комнатной температуре.

Как выяснилось, обработка раствором колхицина оказала сильное тормозящее действие на развитие проростков, которое особенно ясно отмечалось в отношении развития листьев. Колхицин вызывал весьма разнообразные изменения в развитии листьев и корней проростков.

На рис. 1 показано два проростка (справа), у которых влияние колхицина по сравнению с контрольными растениями (слева) очень сильно выражено: видны утолщенные колеоптили.

Пробы для хроматографического анализа брались по следующей схеме: корни на второй или третий, а листья на седьмой или девятый день после обработки. Для анализа как листьев, так и корней брали 20 мг соответствующей ткани. Навески раздавливались на бумаге на соответствующих начальных точках при помощи стеклянной палочки. При восходящей одномерной хроматографии сольвентами служили смеси из н-бутанола, ле-

дяной уксусной кислоты, дистиллированной воды (5:1:4) и смесь пропанола и 1% раствора аммиака (2:1).

Соответствующие фракции на хроматограмме изучались в ультрафиолетовом свете и опрыскиванием 0,2%-ным раствором нингидрина.



Рис. 1. Проростки ячменя: справа — подвергнутые влиянию колхицина в течение 4-х часов; слева — контрольные растения.

Сравнение повторений позволяет утверждать, что примененный метод дает возможность получить репродуцируемые результаты. Выяснилось, что вещества, флуоресцирующие в ультрафиолетовом свете, разделялись лучше на бумаге сорта «медленная» при употреблении бутанолового растворителя. Нингидрин-положительный материал разделяется лучше в смеси пропанола, тоже на бумаге «медленная».

В общем разделение составных частей при одномерном разделении неподготовленного материала не очень эффективно; так нам удалось обнаружить лишь 8 фракций: 4 нингидрин-положительных и 4 обнаруживаемых в ультрафиолетовом свете.

При анализе корней проростков, подвергнутых обработке колхицином, наблюдалось отчетливое удвоение верхней фракции, чего не наблюдалось у корней контрольных растений. Так-

же отмечалось у контрольного материала менее резкое разделение между двумя верхними фракциями. Кроме того, у обработанного материала наблюдалась более быстрая миграция веществ, по сравнению с соответствующими нингидрин-положительными веществами контроля (рис. 2).

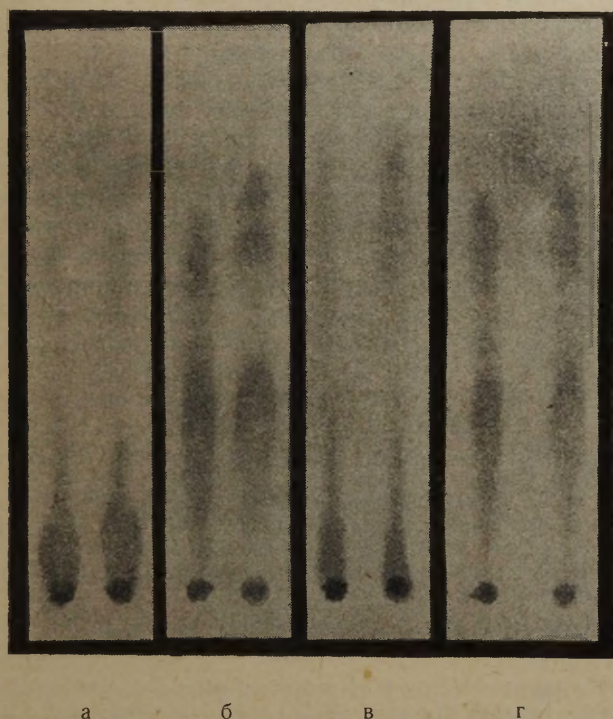


Рис. 2. Фотоснимок хроматограмм нингидрин-положительных веществ из корней. На всех хроматограммах: слева — фракции из корней контрольных растений, а справа — из корней подопытных растений, а — растворитель н-бутанол; бумага «М»; б — растворитель пропиловый спирт; бумага «М»; в — растворитель н-бутиловый спирт; бумага «Б»; г — растворитель пропиловый спирт; бумага «Б».

Различий в флуоресцирующих веществах при ультрафиолетовом анализе нам не удалось зафиксировать.

Хроматографическое разделение раздавленной массы листьев показало, что обработанные колхицином растения содержали меньше вещества, флуоресцирующего в ультрафиолетовом свете и приобретающего желтую окраску под влиянием паров аммиака (по-видимому, вещества типа флавоноид-гликозидов). Этим в какой-то мере подтверждаются и данные Левана (Levan, 1953), по которым колхицин вызывает у ячменя уменьшение зеленых и желтых пигментов на единицу веса навески. Что

касается нингидрин-положительных соединений, то и здесь миграция была более быстрая у обработанных растений, особенно у верхних фракций. У листьев контрольных растений нингидрин-положительных веществ больше, чем у подопытных растений. Одно из возможных объяснений вышеприведенного факта состоит в том, что в обработанных колхицином растениях соотношение цитоплазмы и ядерного вещества меньше, чем в необработанных растениях. Другое объяснение, возможно, заключается в том, что тормозящее действие колхицина сопровождается и более медленным синтезом исследуемых веществ.

Характерным как для корней, так и для листьев является то, что обработка колхицином вызывает более быструю миграцию нингидрин-положительных веществ, по сравнению с контрольными растениями. Обнаруженное между опытными и контрольными растениями различие, выраженное в неодинаковой окраске самой низкой фракции и в удвоении верхней фракции у обработанных растений (особенно у корней), требует дальнейшего изучения данного вопроса.

ЛИТЕРАТУРА

- Бреславец Л. П. Полиплоидия в природе и опыте. Изд. АН СССР, М., 1963.
- Карпеченко Т. Д. Тетраплоидные шестиядерные ячмени, полученные обработкой колхицином. Докл. АН СССР, нов. сер., т. 37, вып. 1, 1940.
- Buzzati-Traverso, A. A. Paper chromatographic patterns of genetically different tissues: a contribution to the biochemical study of individuality. Proc. Nat. Acad. Sci. USA, vol. 33, 1953.
- Eigsti, O. J. a. Dustin P. J. Colchicine — in Agriculture, Medicine, Biology, and Chemistry. The Iowa State College Press, Ames, Iowa, USA, 1955.
- Levan A. The pigment content of polyploid plants. Hereditas, 29, 1943.
- Müntzing A. Genetic Research. A Survey of Methods and Main Results. Ts. Förlag, Stockholm, Sweden, 1961.

НАПРАВЛЕННОЕ ИЗМЕНЕНИЕ ЭКОЛОГО-ФИЗИОЛОГИЧЕСКИХ СВОЙСТВ ИНТРОДУЦИРОВАННЫХ В СОВЕТСКОЙ ЛАТВИИ ДРЕВЕСНЫХ РАСТЕНИЙ

А. М. Озол, Э. К. Петерсон

Институт биологии АН Латвийской ССР

Изучение приспособительных особенностей отдельных видов иноземных растений в новых условиях культуры представляет большой научный интерес для интродукционной работы с целью обогащения местной культурной флоры. У растений в процессе роста и развития под воздействием изменившихся условий

среды возникают изменения в направлении использования этих условий. На этой основе происходит их приспособление к местным условиям. У растений, культивируемых в новых условиях, изменяются приспособительные структуры и функции, а на этой основе изменяются и эколого-физиологические свойства, которые из поколения в поколение под воздействием местных условий получают дальнейшее развитие и закрепление в потомстве.

Известно, что у древесных растений южного происхождения при их осеверении путем выращивания семенами происходит повышение зимостойкости из поколения в поколение (Вехов, 1937, 1952). Растения, отличающиеся интенсивным ростом и интенсивной облиственностью годичных побегов в первой половине лета, своевременной и полной подготовкой к зиме, а также более глубоким зимним покоем, имеют более высокую зимостойкость (Лебедев, 1953; Коновалов и др., 1955, 1956, 1962; Озол, 1950; Озол и Хорьков, 1958).

М. В. Культпасов (1962), вскрывая закономерности возникновения и изменения приспособительных структур и функций интродуцированных растений, показывает, как и почему растительные организмы, приспособляясь к новым условиям в процессе усвоения энергии и питания, используют благоприятные условия, активно защищаясь от неблагоприятных, и повышают продуктивность и качество органической массы.

В Институте биологии АН Латвийской ССР, начиная с 1958 года, проводятся исследования по акклиматизации более чем 20 видов древесных и кустарниковых растений различного географического происхождения (Сибирь, Северная Америка, Дальний Восток, Средняя Азия, Кавказ и Крым, Западная Европа, Китай и Япония). Поставлена задача изучить изменения ритма роста и развития, зимостойкость и другие важные эколого-физиологические показатели акклиматизируемых ценных древесных и кустарниковых растений различного географического происхождения в направлении приспособления их к новым условиям возделывания в Латвийской ССР. Изучаются: 1) особенности роста и развития растений (интенсивность и ритмика роста, ритмика развития), 2) зимостойкость, 3) интенсивность фотосинтеза и дыхания растений, 4) особенности водного режима растений, 5) углеводно-белковый обмен.

В качестве объектов для исследования послужил ряд пород древесных и кустарниковых экзотов, акклиматизировавшихся в нескольких поколениях в Латвийской ССР (алыча, акция белая и желтая, каштан конский, орех Зибольда, антипка, жарновец метельчатый, кизил и др.). Наряду с этим поставлена задача изучения по указанным выше показателям изменения приспособления у растений смородины черной сорта 'Лия плодородная' двух вегетативных репродукций (местная и молдавская).

Исследования по черной смородине проводились по программе и методике лаборатории роста и развития Ботанического института АН СССР (руководитель лаборатории проф. И. Н. Ковалов).

Исследования осуществлялись в Ботаническом саду АН Латвийской ССР в Рижском р-не. Для фенологических и биометрических наблюдений было взято по 20 растений каждого вида (формы). Физиологические показатели определялись и пробы для биохимических анализов брались через каждые 14 дней, в течение всего вегетационного периода, повторность анализов 4-кратная. Интенсивность фотосинтеза в 1961 г. определяли методом Иванова-Коссович на отрезанных листьях, а в 1962 г. — методом И. Чатского и Б. Славик, прибором лаборатории фотосинтеза Института физиологии растений АН СССР. Изучение интенсивности дыхания проводилось баритным методом. Для изучения особенностей водного режима определялось: общее содержание воды, количество свободной и связанной воды, водоудерживающая способность, интенсивность транспирации. Содержание свободной и связанной воды определяли по методу Маринчик, водоудерживающую способность — методом Ничипоровича, определение интенсивности транспирации производилась в полевых условиях по методу Иванова. Углеводный обмен (фракции — монозы, сахара, мальтоза и декстрины, крахмал и гемицеллюлоза) изучался при помощи метода Ильина, общий и белковый азот — полумикрометодом Кельдаля. Степень одревеснения побегов устанавливали микрохимическим методом путем окрашивания свежих срезов побегов флороглюцином в соляной кислоте (Ряднова, 1957).

На основании наблюдений за подопытными растениями в течение первых 4 лет из развития можно сделать следующие выводы.

Растения, выращенные из семян акклиматизировавшихся в республике видов (алыча, антипка, акация белая и желтая, каштан конский, орех Зибольда, жарновец метельчатый и др.),

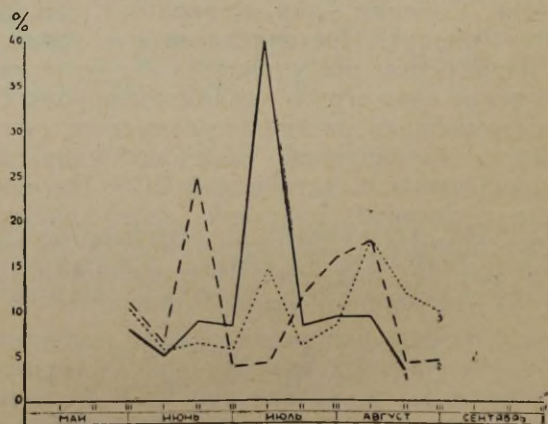


Рис. 1. Динамика роста однолетних побегов сеянцев ореха Зибольда первого года жизни (в %).
1 — местные семена (Рига); 2 — семена из Токио (№ 1); 3 — семена из Токио (№ 2).

по сравнению с сеянцами растений тех же видов, но выращенных из семян естественного ареала данного вида, в первые 4 года своей жизни являются более приспособленными к мест-

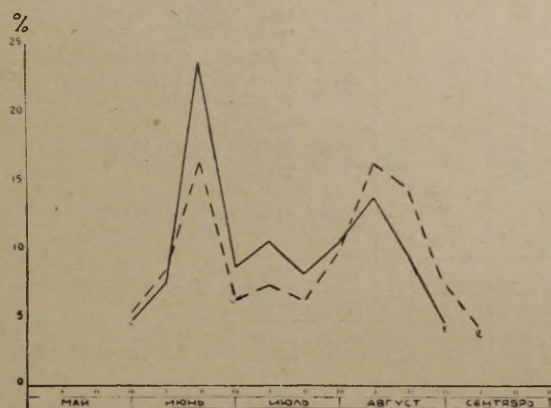


Рис. 2. Динамика роста однолетних побегов сеянцев антипки второго года жизни (в %).
1 — местные семена (Казданга); 2 — семена из Ташкента.

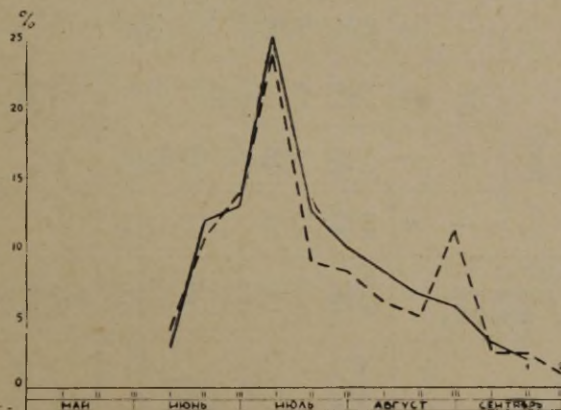


Рис. 3. Динамика роста однолетних побегов сеянцев алычи четвертого года жизни (в %).
1 — местные семена (Элея); 2 — семена из Батуми.

ным условиям. Об этом свидетельствуют такие показатели, как интенсивность роста и своевременное прекращение роста побегов в длину (табл. 1, рис. 1, 2, 3), подготовка к зиме, более ран-

Таблица 1

Рост однолетних побегов семян интродуцированных древесных и кустарниковых пород

Наименование видов	Происхождение семян	Средняя длина однолетних побегов в см/%	Прирост побегов в длину (в $\frac{\text{см}}{\%}$ от средней длины)														
			Май			Июнь			Июль			Август			Сентябрь		
			I	II	III	I	II	III	I	II	III	I	II	III	I	II	III
1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18
Антипка *	Местные (Казданга)	90,9	0,4	0,4	1,4	3,4	9,3	9,5	9,7	15,4	11,0	13,5	8,0	5,2	3,0	0,7	
		$\frac{100}{100}$	0,4	0,4	1,5	3,8	10,2	10,5	10,7	16,9	12,2	14,9	8,8	5,7	3,3	0,7	
"	Ташкент	108,6	0,5	0,7	1,9	5,0	9,8	9,7	11,4	18,1	15,9	10,8	13,0	6,1	4,3	0,7	0,7
		$\frac{100}{100}$	0,4	0,6	1,7	4,8	9,0	8,9	10,6	16,6	14,7	9,0	11,9	5,7	4,9	0,6	0,6
Алыча *	Местные (Элея)	85,7	0,3	0,5	2,2	6,0	8,6	8,4	14,9	9,7	9,2	9,4	8,0	5,3	2,2	1,0	
		$\frac{100}{100}$	0,4	0,6	2,6	7,0	10,0	9,8	17,3	11,3	10,7	11,0	9,3	6,2	2,6	1,2	
"	Батуми	91,6	0,7	0,7	4,3	6,1	10,2	9,2	15,5	7,7	11,0	10,6	4,5	7,2	1,8	1,3	0,8
		$\frac{100}{100}$	0,8	0,8	4,7	6,6	11,1	10,0	17,0	8,5	12,0	11,5	4,9	7,8	2,0	1,4	0,9
Каштан * конский	Местные (Пуре)	12,1		0,7	2,3	1,9	1,6		3,6	2,0							
		$\frac{100}{100}$		5,8	18,9	15,7	13,2	—	29,7	16,5							
	Польша	16,8		2,1	2,0	2,1	3,5	2,0	1,6	2,6	0,9						
		$\frac{100}{100}$		12,4	11,8	12,5	20,8	11,9	9,5	15,5	5,3						
"	Чехословакия	28,9	0,9	2,6	5,9	1,9	2,7	1,2	2,9	5,4	4,5						
		$\frac{100}{100}$	3,1	8,9	20,3	6,5	9,3	4,1	10,2	18,7	15,7						

1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18
Орех *	Местные	25,5			2,0	1,5	2,2	2,1	10,2	2,1	2,3	2,3	1,0				
Зибольда	(Рига)	100			7,8	5,0	8,6	8,2	40,0	8,2	9,0	9,0	3,9				
"	Токио № 1	28,3			3,1	1,7	6,8	1,0	1,1	3,1	4,5	4,9	1,0	1,1			
		100			10,8	5,9	23,9	3,5	3,8	11,0	15,8	17,2	3,7	3,8			
"	Токио № 2	30,4			3,2	1,7	2,0	1,7	4,4	2,0	2,5	5,2	3,7	3,0			
		100			10,4	5,5	6,5	5,6	14,5	6,5	8,2	17,0	12,2	9,8			
Акация **	Местные	78,3		0,6	0,9	0,5	0,9	3,6	1,9	3,6	3,7	11,2	20,5	9,4	9,8	11,6	
белая	(Рига)	100		0,8	1,1	0,6	1,1	4,6	2,4	4,6	4,7	14,3	26,2	12,0	12,5	14,8	
"	УССР № 1	113,5		0,9	1,3	0,6	0,7	5,7	1,5	5,9	8,1	18,2	31,5	12,9	19,3	6,4	
		100		0,7	1,1	0,7	0,8	5,0	1,3	5,2	8,9	16,0	27,7	11,3	17,0	6,5	

Примечание: * Средние данные 3-х лет.

** Данные 1 года.

Скорость окрашивания срезов из однолетних побегов сеянцев древесных и кустарниковых экзотов флороглюцином с соляной кислотой (в сек.) Таблица 2

Наименование вида	Происхождение семян	Основание						Середина						Верхушка					
		Начало *			Конец **			Начало *			Конец **			Начало *			Конец **		
		30/IX	10/XI	8/XII	30/IX	10/XI	8/XII	30/IX	10/XI	8/XII	30/IX	10/XI	8/XII	30/IX	10/XI	8/XII	30/IX	10/XI	8/XII
Антипка	Местные (Казданга)	20	100	75	46	141	110	35	127	100	68	169	129	—	—	—	—	—	—
„	Ташкент	30	110	80	60	162	140	50	139	117	89	184	153	—	—	—	—	—	—
Алыча	Местные (Элея)	25	31	15	40	35	20	35	78	60	55	89	71	—	—	—	—	—	—
„	Батуми	30	35	20	50	49	35	39	83	68	60	94	89	—	—	—	—	—	—
Орех Зибольда	Местные (Рига)	—	84	62	—	144	102	—	93	72	—	169	140	—	—	—	—	—	—
„	Токио	—	93	75	—	167	135	—	101	76	—	172	147	—	—	—	—	—	—
Каштан конский	Местные (Пуре)	—	81	60	—	155	105	—	89	69	—	166	149	—	106	80	—	171	155
„	Чехословакия	—	84	62	—	160	108	—	93	71	—	171	153	—	110	83	—	179	160
Акация белая	Местные (Рига)	—	67	45	—	103	80	—	101	80	—	140	123	—	—	—	—	—	—
„	УССР	—	70	59	—	140	110	—	111	87	—	160	149	—	—	—	—	—	—
Кизил	Местные (Венауце)	—	94	60	—	138	100	—	99	62	—	142	106	—	—	—	—	—	—
„	Батуми	—	102	76	—	169	135	—	111	78	—	179	151	—	—	—	—	—	—

Примечание: * Начало порозовения
 ** Появление интенсивно малиновой окраски

нее появление осенней окраски и опадение листьев (рис. 4), лучшее одревеснение однолетних побегов (табл. 2). Растения из семян с мест их родины по сравнению с растениями из семян местного происхождения характеризуются более мощным ростом в длину и толщину (рис. 5). Но эти растения, как правило, осенью затягивают свой рост, древесина их вызревает плохо, они являются менее зимостойкими по сравнению с растениями, выращенными из местного семенного материала (табл. 3).

О лучшей приспособленности растений, выращенных из семян акклиматизировавшихся в республике видов, свидетельствуют также существенные изменения ряда физиологических

Таблица 3

Зимостойкость однолетних побегов сеянцев интродуцированных древесных и кустарниковых пород в Ботаническом саду АН Латв. ССР в Саласпилсе

Наименование видов	Происхождение семян	Обмерзание приростов однолетних побегов (в %)			
		1959/60	1960/61	1961/62	1962/63
Антипка	Местные (Казданга)	20,0	0	2,0	90,0
„	Ташкент	26,0	0	3,0	30,0
Алыча	Местные (Элея)	10,0	0	4,0	25,0
„	Батуми	14,0	0	6,0	100,0
Каштан конский	Местные (Пуре)	—	0,5*	0	2,0*
„ „	Чехословакия	—	1,0*	0	100,0
Орех Зибольда	Местные (Рига)	—	1,0*	0	25,0
„ „	Токио	—	2,0*	0	30,0
Акация белая	Местные (Рига)	—	60,0	40,0	20,0
Акация белая	Ялта	—	80,0	70,0	100,0

Примечание: * Обмерзли только верхушечные почки.

показателей у подопытных растений (интенсивность фотосинтеза, содержание общей, свободной и связанной воды).

Интенсивность фотосинтеза (табл. 4) в позднеосенний период (21/IX) у растений алычи и антипки местного происхождения была в среднем в 2 раза ниже, чем у растений, выращен-

ных из батумских и ташкентских семян, что указывает на затягивание ростовых процессов у растений из семян с мест их родины. О лучшей степени приспособленности (следовательно, и

Таблица 4

Интенсивность фотосинтеза у растений антипки и алычи 21/IX 1962 года
(мг $\text{CO}_2/\text{дм}^2$ в час)

Наименование вида	Происхождение семян	Время проведения опыта (часы)				Средние данные
		11.40	12.07	12.35	13.05	
Антипка	Местные (Казданга)	17,46	46,22	13,98	8,11	13,94
"	Ташкент	24,83	28,63	26,62	7,38	21,86
		13.25	13.55	14.30	15.01	
Алыча	Местные (Элея)	13,66	7,25	7,94	18,03	11,72
"	Батуми	11,27	27,93	14,07	29,42	20,67

большей зимостойкости) растений, выращенных из местного семенного материала, говорит также высокое содержание связанной воды и меньшее содержание свободной воды у растений из семян местного происхождения (табл. 5).

Таблица 5

Содержание общей, связанной и свободной воды в листьях 4-летних сеянцев древесных и кустарниковых экзотов в 1962 г.

Наименование вида	Происхождение семян	Содержание воды (в %)					
		5/IX			7/X		
		Общая вода	Связанная вода	Свободная вода	Общая вода	Связанная вода	Свободная вода
Антипка	Местные (Казданга)	66,53	12,22	54,31	71,13	14,71	56,42
"	Ташкент	64,73	8,87	55,86	69,94	12,57	57,37
Алыча	Местные (Элея)	66,16	13,30	52,86	69,16	22,56	46,60
"	Батуми	61,96	6,73	55,23	68,75	16,52	52,23

В известной степени эти закономерности можно отнести также к сортам и формам растений, которые в местных условиях выращивались путем вегетативных репродукций в течение нескольких десятков лет (например, старый сорт смородины черной 'Лия плодородная'). Исследование физиологических особенностей растений черной смородины 'Лия плодородная' различного происхождения черенкового материала (местная — пурская, молдавская) показало, что растения из черенков южной (молдавской) 'Ли́и плодородно́й', по сравнению с растениями этого же сорта, но выращенными из черенков местного происхождения, являются менее приспособленными к природным условиям республики. Эти растения весной раньше начинают свой рост, а осенью наблюдается задержка в вызревании и одревеснении однолетних побегов. Кроме того, у растений молдавской репродукции в сентябре наблюдается еще вторичный рост побегов в длину, что весьма характерно для растений южного происхождения при их осеверении. О большей степени приспособленности растений черной смородины, выращенных из местного черенкового материала, свидетельствуют также и физиолого-биохимические показатели (Петерсон, 1963).

Исследования показали, что под действием условий внешней среды происходит изменение ритма роста, развития и зимостойкости интродуцированных древесных и кустарниковых растений в направлении приспособления их к данным климатическим и почвенным условиям. У древесных и кустарниковых экзотов, акклиматизировавшихся в Латвии в течение ряда поколений и размножаемых семенным путем, приспособительные изменения имеют весьма глубокий, устойчивый характер, в то время как у иноземных растений, возделываемых в местных условиях в течение многих лет путем вегетативных репродукций, эти изменения хотя и имеют место, но наблюдаются в значительно меньшей степени.

Для успешного и широкого внедрения в производство ценных интродуцированных пород необходимо, в первую очередь, использовать уже имеющийся на месте исходный материал акклиматизированных видов и форм древесных и кустарниковых растений, которые отличаются более высокой приспособленностью к местным почвенно-климатическим условиям в отношении ритма роста и развития, подготовки к зиме и перезимовки, а также физиолого-биохимических процессов, что обуславливает их более высокую зимостойкость, продуктивность и ценные декоративные качества.

ЛИТЕРАТУРА

- Вехов Н. К. Быстрота роста экзотов в условиях лесостепи. М., 1937.
- Вехов Н. К. Методика закладки маточно-семенных насаждений. Лес и степь, № 1, 1952.
- Лебедев Г. И. Акклиматизация древесных и кустарниковых пород. М., 1953.
- Коновалов И. Н. и Кондруцкая Н. В. Изменение физиологических процессов растений в связи с акклиматизацией. Экспериментальная ботаника, вып. 10, 1955.
- Коновалов И. Н., Лерман Р. И., Михалева Е. Н. и Сметанникова А. И. Об изменениях физиологических процессов у интродуцируемых растений в связи с их морозостойкостью. Экспериментальная ботаника, вып. 15, 1962.
- Культпасов М. В. Экологические основы интродукции растений природной флоры. Сб. трудов Главного ботан. сада АН СССР «Экология и интродукция растений», т. IX, М., 1963.
- Михалева Е. Н. и Коновалов И. Н. К вопросу о приспособительном изменении газообмена у растений грецкого ореха при акклиматизации. Экспериментальная ботаника, вып. 11, 1956.
- Озол А. М. Зимостойкость и некоторые другие эколого-физиологические свойства видов р. *Juglans*. Сб. «Растение и среда», т. II, М., 1950.
- Озол А. М. и Хорьков Е. И. Грецкий орех, его интродукция и акклиматизация. Рига, 1958.
- Петерсон Э. К. Физиологические особенности растений черной смородины сорта Лия плодородная различного географического происхождения, размножаемых вегетативным путем. Сб. трудов Бот. сада АН ЛССР «Растения, используемые в народном хозяйстве». Рига, 1963.
- Ряднова И. М. Одревеснение побегов плодовых деревьев и их морозостойкость. Физиология растений, т. 4, вып. 2, 1957.

ИЗМЕНЕНИЕ НАСЛЕДСТВЕННЫХ СВОЙСТВ КУКУРУЗЫ В НОВЫХ УСЛОВИЯХ ВЫРАЩИВАНИЯ ПРИ СВОБОДНОМ МЕЖСОРТОВОМ ПЕРЕОПЫЛЕНИИ

О. Я. Прилины

Институт экспериментальной биологии АН ЭССР

В условиях республики, как известно, самыми ценными считаются такие сорта и гибриды кукурузы, которые обеспечивают высокие урожан зеленой массы вместе с початками в молочно-восковой спелости. Позднеспелые, высокорослые сорта, выведенные в южных районах, не дают початков в местных условиях. Существующие раннеспелые низкорослые сорта могут дать початки, но не удовлетворяют производство как по урожаю зеленой массы, так и по урожаю початков.

Поэтому перед наукой была поставлена задача получить путем селекции раннеспелые и высокопродуктивные формы кукурузы для северных районов.

Важная задача заключается одновременно в том, чтобы изменить природу кукурузного растения в сторону снижения его

требовательности к теплу и повышения холодостойкости. Разрешение поставленной задачи требует глубокого изучения биологии развития кукурузы в местных условиях и разработки ряда вопросов относительно путей приспособления этой культуры к новым условиям возделывания.

Проблема управления наследственностью организмов в современной биологии является одной из центральных проблем. Программа партии выдвигает в качестве одной из главных задач разработку различных способов управления жизненными процессами, в частности, обменом веществ, наследственностью и направленными изменениями организмов.

В свете указанных заданий должна решаться и проблема осеверения кукурузы.

Задача приспособления кукурузы к новым условиям среды состоит в основном в том, чтобы повысить способность этой культуры лучше использовать новые условия жизни.

Кукуруза как растение южного происхождения в течение длительного периода эволюции формировалась в условиях длинного вегетационного периода, высокой температуры, короткого дня, интенсивного освещения и часто неустойчивого увлажнения почвы. Поэтому естественно, что полученные в более южных районах сорта по своим биологическим особенностям не полностью соответствуют нашим суровым климатическим условиям. Характерно, что урожай южных позднеспелых сортов формируется в условиях нашей республики в основном только во второй половине июля и в августе. У этих сортов в первой половине вегетационного периода развивается в первую очередь корневая система и медленно увеличивается листовая поверхность, тем самым плохо используются условия среды для формирования урожая в июне и в начале июля. Отсюда вытекает необходимость создания таких сортов и гибридов, у которых в местных условиях в весенний период возможно быстрее развивались бы надземные органы и таким образом увеличивалась бы площадь листьев.

Для преодоления консерватизма наследственности и получения более пластичных форм растений широко используется метод скрещивания, который часто коренным образом изменяет обмен веществ, присущий родительским формам. Методом скрещивания получен ряд сортов и гибридов кукурузы для новых районов возделывания. В последнее время все больше внимания уделяется использованию гетерозиса первого поколения гибридных растений. Результаты исследований по формированию признаков скороспелости и продуктивности первого поколения межсортовых и межлинейных гибридов, проведенных в Институте экспериментальной биологии АН ЭССР, также показывают, что при подборе соответствующих компонентов скрещивания возможно получить довольно скороспелые и более урожайные

гибриды по сравнению с родительскими формами (Куйль, 1962; Прийлинн, 1963).

В настоящее время в Институте экспериментальной биологии продолжают исследования по получению ценных межсортовых и межлинейных гибридов кукурузы и выяснению их физиолого-генетических особенностей. В связи с этим намечено развитие исследований по гетерозису.

С точки зрения осеверения кукурузы наряду с другими методами большой интерес представляет направленное воспитание при ранних сроках посева в условиях свободного межсортового переопыления.

Современные знания о избирательности оплодотворения позволяют успешно решать ряд вопросов селекции, в том числе по направленному повышению жизнеспособности и продуктивности перекрестноопыляющихся растений и использованию приемов внутри- и межсортового переопыления. Многими исследователями (Поляков, 1959) установлено, что если не во всех, то в большинстве случаев имеется тенденция избирать из смеси пыльцы пыльцу своего сорта, экологического типа или разновидности. Этим и объясняется сохранение материнского типа наследственности тех или других сортов, находящихся в условиях возможной гибридизации.

Высокожизненное потомство нередко получается и без гибридизации на основе воздействия при оплодотворении пыльцой других сортов.

Руководствуясь теоретическими положениями мичуринской биологии о высокой жизнеспособности гибридных растений, полученных в результате избирательного оплодотворения в условиях свободного межсортового опыления, в селекционной практике создан ряд ценных сортов, полученных при свободном межсортовом переопылении, как 'Одесская 10', 'Горки Ленинские 1', 'Московская 3' и др. (Авакян, 1956; Белаш, 1959; Мусийко, 1959). Первая из них входит в число самых урожайных сортов кукурузы во всем мире.

Начиная с 1955 года нами проводятся работы по изучению изменчивости кукурузы в условиях раннего посева, свободного межсортового переопыления и отбора. Исходными сортами были взяты среднеранние в условиях республики сорта 'Воронежская 76', 'Горки Ленинские 1', 'Б-1-6', 'Московская 3' и некоторые др., которые по сравнению с южными позднеспелыми сортами лучше прорастают и быстрее способны развиваться в условиях пониженных температур. По некоторым наблюдениям они оказались в условиях Эстонии даже более устойчивыми к весенним заморозкам, чем раннеспелые сорта, например, 'Славгородская' и 'Первенец'. К сожалению, эти сорта в производственных условиях только в отдельные особенно благоприятные годы дают початки в молочно-восковой спелости.

В наших опытах кукуруза высевалась при первой возможности обработки почвы в конце апреля или в начале мая с целью направленного воспитания в сторону повышения ее холодостойкости. Посев часто проводился эмбрионально молодыми семенами, что, как показывают исследования ряда авторов, повышает изменчивость. Применялась агротехника, предусмотренная при выращивании кукурузы на початки, в том числе квадратно-гнездовой посев по 2 растения в гнезде. Растения свободно переопылялись.

Для продолжения опытов каждый год выделялись наиболее продуктивные и скороспелые растения, от которых собирали початки. В следующие годы семена снова высевались в аналогичных условиях.

Таким образом, при выращивании кукурузы в течение ряда лет в новых условиях при свободном межсортовом переопылении были получены формы, значительно отличающиеся по скороспелости от исходных сортов. Они стали более интенсивно расти в ранневесенний период в условиях пониженной температуры и давали каждый год, кроме исключительно неблагоприятного для кукурузы 1962 года, початки в молочно-восковой и восковой спелости. В 1963 году нами получены семена местной репродукции девятого поколения. Работы проводились в основном с тремя гибридными популяциями: Харку № 2 (исходный материнский сорт 'Воронежская 76'), Харку № 4 (исходный материнский сорт 'Горки Ленинские № 1') и Харку № 5 (исходный материнский сорт 'Б-1-б').

Сравнительное изучение полученных гибридных популяций и исходных сортов показало, что у первых раньше появляются всходы и они быстрее развивают листья при пониженных ранневесенних температурах и тем самым раньше становятся способными к более активному фотосинтезу.

В крайне неблагоприятных погодных условиях 1962 года (сумма активных температур 1361°) при посеве 27 апреля всходы гибридных популяций появились на 3—4 дня раньше и росли интенсивнее по сравнению с исходными сортами. Значительные различия выявились в прохождении последующих фаз развития. Появление метелки у исходных сортов было отмечено только у единичных растений, а у гибридных популяций большинство растений перешли в фазу появления метелки и после перенесения в теплицу дали спелые зерна.

В 1963 году гибридные популяции при сроке посева 11 мая взошли в благоприятных условиях на 13—14 день, считая от дня посева, а исходные сорта на 1—3 дня позже. Первые значительно быстрее прошли следующие фазы развития. Например, появление метелок у гибридной популяции № 2 было отмечено 10 июля, а у 'Воронежской 76' — 18 июля, т. е. на 8 дней раньше; у гибрида № 4 — 10 июля, а у 'Горки Ленинские 1' —

19 июля, т. е. на 9 дней раньше; у гибрида № 5 — 11 июля, а у 'Б-1-б' 31 июля, т. е. на 20 дней раньше, чем у исходного сорта (табл. 1). Появление нитей початков отмечалось с запозданием ввиду засухи; у гибридных популяций они появились на 2—12 дней раньше, чем у исходных сортов.

Таблица 1

Рост и развитие сортов и гибридных популяций кукурузы
(посев 11 мая 1963 г.)

Название сорта и популяций	Полные всходы	Средняя высота растений (см)			Полное появление метелок	Фаза развития початков 6. IX
		19/VI	17/VII	13/VIII		
Воронежская 76	25.05	25,0	99,0	157,0	18.VII	молочная и молочно-восковая
Харку 2	24.25.05	27,5	104,0	157,5	10.VII	молочно-восковая и восковая
Горки Ленинские 1	25.05	24,5	102,0	155,5	10.VII	молочная
Харку 4	25.05	24,9	101,1	133,2	19.VII	молочно-восковая и восковая
Б-1-б	28.05	21,5	104,5	169,5	31.VII	не имеется початков
Харку 5	25.05	29,0	108,0	144,0	11.VII	молочно-восковая и восковая

Уборка и учет урожая произведены 6 сентября. К этому сроку початки всех гибридных популяций развивались до восковой и полной спелости. Исходные сорта 'Воронежская 76' и 'Горки Ленинские 1' достигли молочно-восковой спелости, а 'Б-1-б' не дал початков даже молочной спелости.

Как известно, существует общая тенденция, что при сокращении вегетационного периода уменьшается число листьев и общий урожай растений. Но при строгом индивидуальном отборе, выделяя не только по признакам скороспелости, а также по общему урожаю, можно получить скороспелые и довольно урожайные формы растений.

Лучшие результаты в 1963 году показал гибрид № 4. При среднем урожае зеленой массы с початками на 1 растение 1,26 кг, вес початков составлял 360 г, из них в восковой и полной спелости 150 г, в молочно-восковой 140 г, а в молочной спелости только 70 г.

Особенностью растений гибридной популяций № 4 является многопочатковость, сравнительно невысокий рост, но обильное кущение, что обеспечивало наряду с высоким урожаем початков и неплохой урожай зеленой массы. В среднем на 1 растение получено 1,7 початка.

Исходный сорт 'Горки Ленинские 1' дал общий урожай 1,5 кг на 1 растение, в том числе 210 г початков, из них 120 г в молочно-восковой и 90 г в молочной спелости. Число початков на 1 растение в среднем составляло 0,8.

Близкие показатели продуктивности оказались также у гибридных популяций № 2 и № 5 (табл. 2).

Таблица 2

Продуктивность сортов и гибридных популяций кукурузы
(посев 11 мая, уборка 6 сентября 1963 г.)

Название сорта и популяций	Средний урожай на 1 растение (в г)				
	зеленой массы с початками	Початки			
		всего	в полной и воско- вой спе- лости	в молоч- но-воско- вой спелости	в молоч- ной спелости
Воронежская 76	1170	240	0	100	140
Харку 2	1100	290	60	130	100
Горки Ленинские 1	1500	210	0	120	90
Харку 4	1260	360	150	140	70
Б-1-6	1700	0	0	0	0
Харку 5	1110	240	70	80	90

В 1961 году гибридная популяция № 2 была высеяна в колхозах Кярстна и Лембиту Вильяндиского района, где она превышала по скороспелости и урожайности исходный сорт 'Воронежскую 76'. На малых делянках обоих хозяйств она дала початки в молочно-восковой и восковой спелости, а у 'Воронежской 76' только отдельные початки едва достигли молочной спелости.

В 1962 году эта популяция была также высеяна в ряде хозяйств, но ввиду крайне неблагоприятных условий початков не было получено.

В заключение следует сказать, что работа по получению гибридных популяций кукурузы в местных условиях заслуживает определенного внимания. В условиях раннего посева, свободного межсортового переопыления и индивидуального отбора из среднеранних сортов удалось получить формы, отличающиеся раннеспелостью и довольно высокой продуктивностью, дающие в условиях республики початки молочно-восковой и восковой спелости.

Кроме возможного непосредственного использования в производстве, гибридные популяции могут быть успешно использованы в качестве материнских сортов для получения межсортовых гибридов первого поколения. Они являются и ценным ис-

ходным материалом для селекции самоопыленных линий в целях получения сортолинейных и межлинейных гибридов, более приспособленных к новым условиям.

Наш опыт подтверждает то, что задача создания более холодостойких и менее требовательных к теплу форм кукурузы может быть решена.

Используя ценное свойство кукурузы — высокую пластичность и способность приспосабливаться к новым условиям среды — можно путем применения методов активного воздействия на растения получить формы с новыми биологическими и хозяйственно-ценными признаками. Одним из таких методов является направленное воспитание в условиях свободного переопыления.

ЛИТЕРАТУРА

- Авакян А. А. Выведение сортов кукурузы для новых районов ее возделывания. Агробиология, 1956, № 1.
- Белаш Т. И. К проблеме переделки наследственности кукурузы в условиях зоны серых лесных почв. Наследственность и изменчивость растений, животных и микроорганизмов. II. Изд. АН СССР, Москва, 1959.
- Куйль А. А. Формирование признаков скороспелости и продуктивности у первого поколения межсортных гибридов в условиях Эстонской ССР. Автореферат канд. диссертации, Таллин, 1962.
- Мусийко А. С. О некоторых вопросах селекции и семеноводства кукурузы. Наследственность и изменчивость растений, животных и микроорганизмов. II. Изд. АН СССР, Москва, 1959.
- Поляков И. М. Современное состояние проблемы избирательности оплодотворения у растений. Наследственность и изменчивость растений, животных и микроорганизмов. I. Изд. АН СССР, Москва, 1959.
- Приллин О. Я. О формировании признаков самоопыленных линий и межлинейных гибридов кукурузы в условиях Эстонской ССР. Известия Академии Наук. Эстонской ССР, № 1, серия биол., 1963.

ВЛИЯНИЕ ОКИСЛИТЕЛЕЙ И ВОССТАНОВИТЕЛЕЙ НА НЕКОТОРЫЕ ФИЗИОЛОГИЧЕСКИЕ ПРОЦЕССЫ У КУКУРУЗЫ

Х. А. Мауриня

Латвийский госуниверситет им. П. Стучки

Решения XXII съезда КПСС и последующих пленумов ставят перед физиологами растений большие задачи. Физиология растений должна стать теорией высоких урожаев всех сельскохозяйственных культур. Пришло время путем сознательного воздействия на растение направлять его развитие в желаемом направлении. Перед биологами и агрономами стоит важная задача по продвижению культуры кукурузы в новые районы ее возделывания. Специалисты сельского хозяйства в Латвийской

ССР уже научились получать высокие урожаи зеленой массы. Однако далеко не во всех хозяйствах получают по 500 ц/га или больше зеленой массы кукурузы, не говоря уже о початках в восковой спелости. Выращиваемые в Латвийской ССР средне-спелые сорта кукурузы ('Стерлинг', 'Минезота 13', 'ВИР-25' и другие) дают удовлетворительные урожаи зеленой массы, но початки у них обычно не созревают. У скороспелых же сортов ('Минусинка', 'Пундурис', 'Ленинградка' и другие) початки созревают, но урожай зеленой массы низкий. Поэтому проблема одновременного получения высокого урожая зеленой массы и зерна кукурузы в нашей республике еще не решена. Одно из направлений для решения этой проблемы — это стимулирование роста скороспелых сортов кукурузы. Задача состоит в том, чтобы найти пути, как заставить растения с удовлетворительным темпом развития расти мощнее, работать продуктивнее. Наилучшие результаты в повышении производительности кукурузы дает использование явления гетерозиса. Однако только лишь в последнее время стали появляться отдельные работы, освещающие физиологические и биохимические особенности родительских растений, дающих гетерозисное потомство.

Некоторые авторы (Львова, 1950, 1962; Бритиков, 1954) указывают, что оплодотворение у цветочных растений протекает успешно только при наличии определенного градиента биохимических и биофизических свойств между тканями пестика и пыльцевыми клетками. Эти различия ярче всего проявляются в окислительно-восстановительных свойствах клеток мужского и женского гаметофита. Яркое доказательство этому мы находим в работах В. И. Остапенко (1955, 1957, 1959). Работая с косточковыми плодовыми породами, он доказал, что пыльцевые клетки характеризуются более интенсивными окислительными свойствами по сравнению с клетками женского гаметофита, т. е. у пыльцевых клеток по сравнению с зародышевым мешком выше окислительно-восстановительный потенциал (E_h) и активность окислительно-восстановительных ферментов. Оказалось, что лучшими опылителями являются те сорта косточковых, у пыльцы которых выше E_h , а в качестве материнских растений лучше использовать сорта с низким E_h как женского, так и мужского гаметофита. Работы В. И. Остапенко расширили представление о жизнеспособности и оплодотворяющей способности пыльцы. Можно ожидать, что, учитывая биохимические и биофизические свойства половых клеток при оплодотворении других культур, особенно кукурузы, можно подбирать пары для скрещивания так, что полученное потомство будет характеризоваться повышенной жизнеспособностью.

В литературе имеются работы, в которых показана возможность экспериментального воздействия на окислительно-восстановительные процессы в растениях. Е. Г. Минина (1952) для

этого использовала компоненты минерального питания, влажность почвы, интенсивность освещения и другие факторы внешней среды. В своих экспериментах ей удалось сдвинуть сексуализацию растений в желаемую сторону. Интересной в этом отношении является также работа Н. С. Турковой (1955). Воздействуя на растения различными химическими агентами, она наблюдала характерную ответную реакцию. Восстановители — этилен, окись углерода, аскорбиновая кислота, гидрохинон — вызывали усиление окислительных процессов: увеличилась интенсивность дыхания, активность пероксидазы. Окислители — перекись водорода, перманганат калия — вызывали обратную реакцию: в растениях усиливались восстановительные процессы. Н. С. Туркова указывает, что высокая окислительная способность тканей не способствует росту растений. Для этого нужны более высокие редуцирующие свойства. По Д. А. Сабинину (1940), редуцирующие свойства растений характеризует увеличенное содержание сахаров. Это является одним из характерных признаков женской сексуализации. Такие же указания, вытекающие из экспериментальных данных, мы находим и в работе Е. Г. Мининой (1952). В наших опытах также оказалось, что имеется реальная возможность направленного воздействия как на развитие мужских или женских соцветий, так и на усиление сексуализации растений в одном или в другом направлении. Это облегчается тем, что у кукурузы мужские и женские соцветия развиваются отдельно как по месту нахождения на растении, так и по времени развития (Мауриня, 1957, 1963).

Чтобы выяснить влияние окислителей и восстановителей на кукурузу, в Ботаническом саду Латвийского государственного университета им. П. Стучки в 1961 и 1962 гг. мы проводили соответствующие опыты. В этих опытах были использованы следующие сорта кукурузы: 'Минусинка', 'Воронежская 76', 'Воронежская 80', 'Буковинская 3' и 'Мелексбергер 28'. 'Минусинка' выращивалась в почвенной культуре в вегетационных сосудах типа Митчерлиха, остальные более высокорослые сорта — на делянках. Почва — легкий суглинок. Предшественник — гладиолусы. Перед посевом в почву вносились органические и минеральные удобрения. Во время посева состав и свойства почвы характеризовались следующими показателями: pH — 7,2, K_2O — 13,3, P_2O_5 — 10, общий азот — 21,75 мг/100 г почвы; гумус — 4,35%, сумма обменных оснований — 29,4 мг-экв./100 г почвы. Посев производился квадратно-гнездовым способом 60×60 см, и выращивались по два растения в гнезде. Повторность на делянках 3-кратная, в сосудах — 10-кратная.

До появления зачатков цветков (конец II стадии развития) все растения росли в нормальных, одинаковых условиях. После

появления указанных признаков растения были распределены по вариантам:

1. Контроль,
2. Обработка 0,1% раствором гидрохинона,
3. „ 0,01% „ перманганата калия (KMnO_4),
4. „ 0,02% „ борной кислоты (H_3BO_3).

Обработка указанными растворами проводилась путем опрыскивания растений. Контрольные растения одновременно опрыскивались водой. Растения соответствующих вариантов обработку получали повторно 4 раза, через каждые 3 дня. Как уже было отмечено, обработка растений проводилась, начиная с конца II стадии, продолжалась в течение III стадии и заканчивалась в начале IV стадии развития. Последние две стадии определялись по В. А. Новикову (1956). Этот период индивидуального развития кукурузы для обработки растений был избран в связи с тем, что повлиять на развитие какого-либо органа можно лишь в тот период, пока он развивается. Лучше всего это удастся в начале развития соответствующего органа (Лысенко, 1952; Куперман и др., 1955, 1962).

Во время цветения кукурузы в листьях верхних ярусов определялась активность окислительно-восстановительных ферментов (аскорбиноксидазы, полифенолоксидазы и пероксидазы) методом К. Л. Поволоцкой и Д. М. Седенко (1955), а также жизнеспособность пыльцы по методу В. С. Шардакова (1940) и окислительно-восстановительный потенциал пыльцы колориметрическим методом, используя соответствующие красители-индикаторы шкалы В. М. Кларка (Вюрмзер, 1935). В это же время брались пробы и фиксировались для определения содержания сахаров и азотсодержащих веществ.

Полученные результаты показали, что окислительно-восстановительный потенциал (Eh) пыльцы и активность окислительно-восстановительных ферментов в листьях кукурузы изменялись в зависимости от примененного для обработки растений вещества. Несколько сдвинулась и жизнеспособность пыльцы. Определяя активность ферментов в верхних листьях кукурузы, мы также наблюдали характерные сдвиги по вариантам опыта (табл. 1).

Так как действие борной кислоты на окислительные свойства пыльцы проявляется недостаточно определенно, то в последующих опытах (1962 и 1963 гг.) мы ее не применяли.

Окислительно-восстановительный потенциал (Eh) пыльцы всех сортов кукурузы под влиянием гидрохинона значительно повысился; это свидетельствует о том, что сексуализация растений сдвинулась в мужскую сторону. О повышенных окислительных свойствах этих растений свидетельствует также повышенная активность полифенолоксидазы и пероксидазы. Под

Таблица 1

Жизнеспособность и Ен пыльцы и активность оксидаз в верхних листьях кукурузы в зависимости от обработки растений

Сорт и вариант	Жизне- способ- ность пыльцы в %	Еh в мв		Активность оксидаз (окисленная аскорбиновая к-та в мг/г сыр. веса в 30 мин.)		
		средн.	макс.	аскорбин- оксидаза	полифе- нол- оксидаза	перок- сидаза
Минусинка						
контроль	92	82	110	—	—	—
обаб. гидрохиноном	99	113	192	—	—	—
„ КМпО ₄	95	93	122	—	—	—
„ Н ₃ ВО ₃	88	107	122	—	—	—
Воронежская 76						
контроль	92	104	113	0,0	24,3	
обаб. гидрохиноном	99	145	203	4,8	76,6	304
„ КМпО ₄	88	29	58	19,4	9,5	205
„ Н ₃ ВО ₃	95	84	128	14,6	24,3	243
Воронежская 80						
контроль	100	58	87	4,1	20,4	242
обаб. гидрохиноном	100	116	145	10,0	68,4	344
„ КМпО ₄	95	50	70	25,0	9,0	237
„ Н ₃ ВО ₃	100	73	116	25,0	30,2	206
Буковинская 3						
контроль	100	70	116	1,9	37,3	243
обаб. гидрохиноном	100	122	157	4,8	65,3	287
„ КМпО ₄	95	45	87	12,9	25,7	199
„ Н ₃ ВО ₃	100	73	116	14,6	27,4	176
Мелёксбергер 28						
контроль	94	70	100	7,7	43,7	233
обаб. гидрохиноном	98	100	160	7,6	56,8	294
„ КМпО ₄	94	58	87	17,8	30,2	171
„ Н ₃ ВО ₃	96	82	116	19,9	10,1	192

влиянием КМпО₄ снизился Ен пыльцы у всех подопытных сортов кукурузы, а активность полифенолксидазы и пероксидазы была меньше, чем у контроля; однако у этих растений немного повысилась активность аскорбиноксидазы, что может свидетельствовать о некоторой смене терминальных окислительных систем. Некоторое повышение активности аскорбиноксидазы при одновременном снижении активности полифенолоксидазы и пероксидазы наблюдала также М. С. Рубцова (1963). По ее дан-

Таблица 2

Содержание сахаров в разных органах кукурузы в зависимости от обработки ее окислителем или восстановителем (сорт 'Минусинка', данные 1961 г.) *

Вариант	Метелки				Листья верхних 3 ярусов				Влагалища верхних листьев			
	Редуц. сахара	Сахароза	Все сахара		Редуц. сахара	Сахароза	Все сахара		Редуц. сахара	Сахароза	Все сахара	
			абс.	в % к контр.			абс.	в % к контр.			абс.	в % к контр.
Контроль	5,28	3,11	8,39	100	4,07	3,05	7,12	100	12,83	4,07	16,90	100
Гидрохинон	4,67	5,03	7,70	91,77	3,65	3,41	7,06	99,15	10,76	3,01	13,77	81,47
КМпО ₄	5,37	4,00	9,34	111,32	4,30	4,07	8,37	117,55	13,84	3,99	17,83	105,50
Н ₃ ВО ₃	5,79	4,60	10,39	123,80	4,33	4,08	8,41	117,95	12,04	2,80	14,84	87,81
	Рыльца				Листья средних 3 ярусов				Влагалища средних листьев			
	Редуц. сахара	Сахароза	Все сахара		Редуц. сахара	Сахароза	Все сахара		Редуц. сахара	Сахароза	Все сахара	
			абс.	в % к контр.			абс.	в % к контр.			абс.	в % к контр.
Контроль	19,91	4,21	24,12	100	4,82	4,26	9,08	100	12,84	4,06	16,90	100
Гидрохинон	18,75	5,27	24,02	99,62	4,80	3,43	8,23	90,63	9,67	3,27	12,94	76,56
КМпО ₄	20,00	6,74	26,74	110,86	5,36	5,11	10,47	115,30	13,97	5,12	19,09	112,95
Н ₃ ВО ₃	19,92	5,08	25,00	103,64	4,82	2,36	7,18	79,07	11,77	3,05	14,82	87,69

* Сахара определяла студентка-дипломантка И. Пуките по методу Бертрона.

ным такие сорта являются хорошими материнскими компонентами, дающими гетерозисное потомство.

О сдвигах окислительно-восстановительных свойств кукурузы под влиянием примененных окислителей и восстановителей свидетельствуют также данные анализов содержания сахаров и азотсодержащих веществ в разных органах кукурузы. Содержание сахаров в разных органах контрольных растений кукурузы во время цветения неодинаково. Больше всего сахара содержит стебель (25,65%), на втором месте женские соцветия, особенно рыльца (24,12%), потом влагалища (16,90%) и на последнем месте верхние листья (7,12%) и метелки (8,39%). Под влиянием обработки окислителем или восстановителем содержание сахаров в кукурузе изменялось. Во всех органах ее под влиянием гидрохинона содержание сахаров снизилось, а под влиянием KMnO_4 — повысилось. Под влиянием H_3BO_3 содержание сахаров во всех органах повысилось, кроме влагалищ верхних листьев, а также листьев и влагалищ средних ярусов, в пазухах которых развиваются женские соцветия. Здесь под влиянием H_3BO_3 снизилось содержание сахаров. В таблице 2 приводятся данные содержания сахаров в соцветиях мужских и женских цветков, а также в листьях и влагалищах, непосредственно связанных с соответствующими соцветиями.

Из данных таблицы 2 видим, что KMnO_4 способствовал созданию более редуцирующей среды в организме кукурузы, повышая содержание сахаров. Восстановитель гидрохинон действовал в обратную сторону: под влиянием этого вещества содержание сахаров снизилось.

В разных органах контрольных растений кукурузы во время цветения содержание азотсодержащих веществ было неодинаково (табл. 3). Больше всего общего азота содержали рыльца (2,23%), метелки (2,20%) и листья средних ярусов (2,0%). В листьях верхних и нижних ярусов общего азота меньше (1,46%), еще меньше — в стеблях (0,58%).

Во всех органах кукурузы (кроме рылец) под влиянием гидрохинона содержание общего азота и особенно белков повысилось, а отношение небелкового азота к белковому понизилось. Это свидетельствует о том, что условия для синтеза белков в этом варианте были лучше. По-видимому, для образования белковых веществ использовались сахара, и в результате, как мы уже отмечали выше, содержание сахаров в органах растений этого варианта снизилось. В результате повысилась окислительная способность тканей. Как указывает Е. Г. Минина (1952), характерным показателем сдвига сексуализации является отношение сахаров к азотсодержащим веществам. Полученные в наших исследованиях результаты также показывают сдвиги этого показателя по вариантам (см. таблицу 4).

Таблица 3

Количество азотсодержащих веществ в разных органах кукурузы во время цветения в зависимости от обработки (сорт 'Минусинка', 1961 г.) *

Вариант	Общий азот		Белковый азот		Небелк. азот		Небелк. N/ белковому	Белк. N в % от общего
	абс.	в % к контр.	абс.	в % к контр.	абс.	в % к контр.		
Листья верхних трех ярусов								
Контроль	1,46	100	1,19	100	0,27	100	0,23	82
Гидрохинон	1,79	122	1,64	138	0,15	56	0,09	92
KMnO ₄	1,61	110	1,14	97	0,47	174	0,41	71
H ₃ BO ₃	1,64	112	1,29	108	0,35	129	0,28	79
Метелки								
Контроль	2,20	100	1,71	100	0,49	100	0,28	78
Гидрохинон	2,53	115	2,09	122	0,44	89	0,21	83
KMnO ₄	2,35	106	1,83	107	0,52	106	0,28	78
H ₃ BO ₃	2,28	103	1,78	103	0,55	112	0,31	76
Листья средних ярусов								
Контроль	2,00	100	1,58	100	0,42	100	0,26	79
Гидрохинон	2,05	102	1,74	110	0,31	73	0,12	85
KMnO ₄	1,97	98	1,54	97	0,43	102	0,27	79
H ₃ BO ₃	1,99	99	1,66	105	0,33	78	0,19	83
Рыльца								
Контроль	2,23	100	0,89	100	1,32	100	1,48	41
Гидрохинон	2,13	94	0,82	92	1,31	99	1,59	38
KMnO ₄	2,13	95	1,30	146	0,83	63	0,64	61
H ₃ BO ₃	2,09	94	1,34	150	0,75	57	0,56	66

* Азотсодержащие вещества определяла студентка-дипломантка В. Кампе; общий азот — по Кьельдалю, белковый — осаждением с помощью реактива Бернштейна-Штутцера. Содержание азота в таблице дается в процентах к абсолютно сухому веществу анализируемого образца.

Таблица 4

Изменения отношения $\frac{\text{общие сахара}}{\text{общий азот}}$ в листьях и соцветиях кукурузы

Вариант	Листья верхн. 3-х ярусов	Метелки	Листья верхн. 3-х ярусов	Рыльца
Контроль	4,87	3,81	4,54	10,81
Гидрохинон	3,94	3,04	4,01	11,43
КМпО ₄	5,20	3,97	5,31	12,55
Н ₃ ВО ₃	5,12	4,55	3,60	11,46

Из данных табл. 4 видим, что гидрохинон и KMnO_4 на отношение общих сахаров к общему азоту влияли противоположно. Если в варианте с гидрохиноном меньше было сахаров и больше азотсодержащих веществ, то в варианте с KMnO_4 — наоборот. Это еще раз свидетельствует о том, что при помощи окислителей и восстановителей, применяя их в соответствующие периоды развития, можно изменить уровень окислительных процессов и тем самым усилить женскую или мужскую сексуализацию кукурузы.

Используя растения, обработанные KMnO_4 , в качестве материнских и опыляя их изолированные женские соцветия пыльцой растений, обработанных гидрохиноном (сорт 'Воронежская 80'), экспериментально получили гетерозисное потомство (табл. 5).

Таблица 5

Некоторые показатели структуры урожая контрольных и экспериментально полученных гетерозисных растений кукурузы (данные 1962 г.)

Вариант	Высота растений (средняя)		Вес зеленой массы одного растения		Средний вес початков на одно растение *	
	см	%	г	%	г	%
Контроль	166,9 ± 10,7	100	601,4 ± 46,4	100	113,6	100
♀ KMnO_4 ×						
♂ гидрохинон	209,4 ± 16,2	122,5	1151,7 ± 119,1	193	165,2	145

Данные таблицы 5 позволяют нам сделать вывод о том, что, используя для скрещивания родительские растения с экспериментально усиленной женской и мужской сексуализацией, можно получить более жизнеспособное, гетерозисное потомство в пределах одного сорта.

Выводы

1. Химические вещества — окислители и восстановители оказывают противоположное влияние на окислительно-восстановительные процессы в растениях кукурузы.

2. Восстановитель (гидрохинон) в концентрации 0,1%, примененный для опыскивания растений в период микроспорогенеза, усиливает окислительные процессы. В листьях кукурузы возрастает активность окислительно-восстановительных фермен-

* Определялся сырой вес початков без оберток. Полученные данные статистически не обработаны, так как у всех растений данного варианта была неодинаковая степень созревания початков.

тов (полифенолоксидазы и пероксидазы); в пыльце увеличивается окислительно-восстановительный потенциал (Eh). Снижается отношение сахаров к азотсодержащим веществам. Все это создает условия, способствующие усилению мужской сексуализации.

3. Окислитель (KMnO_4) в концентрации 0,01%, примененный в вышеуказанный период развития, ослабляет окислительные процессы. В листьях кукурузы снижается активность полифенолоксидазы и пероксидазы; в пыльце снижается Eh, увеличивается содержание сахаров и отношение сахаров к азотсодержащим веществам. Все это способствует усилению женской сексуализации.

4. Используя для скрещивания родительские растения, у которых соответственно усилена женская и мужская сексуализация, можно получить гетерозисное потомство.

ЛИТЕРАТУРА

- Бритиков Е. А. К физиолого-биохимическому анализу прорастания пыльцы и роста пылевых трубок в тканях пестика. Тр. Ин-та физиол. раст. им. К. А. Тимирязева, т. 8, вып. 2, 1954.
- Вюрмзер Р. Биологическое окисление и восстановление. М., 1935.
- Куперман Ф. М. (ред.). Биологический контроль в сельском хозяйстве. Изд. МГУ, 1962.
- Куперман Ф. М., Дворянкин Ф. А., Ростовцев З. П., Ржанова Е. И. и Капитанова Т. А. Этапы формирования органов плодоношения злаков. Т. I, изд. МГУ, 1955.
- Лысенко Т. Д. Агробиология. М., 1962.
- Львова И. Н. Цитофизиология оплодотворения у злаков. Сел. и семенов, № 9, 1950.
- Львова И. Н. Пол у растений, Изд. МГУ, 1962.
- Мауриня Х. А. Ход развития некоторых сортов и гибридов кукурузы в Латвийской ССР. Агробиология, № 5, 1956.
- Мауриня Х. А. Развитие генеративных органов кукурузы. Тр. Латв. с.-х. академии, т. 7, 1957.
- Мауриня Х. А. Некоторые приемы получения гетерозисного потомства кукурузы. Изв. АН Латв. ССР, № 7, 1963.
- Минина Е. Г. Смещение пола у растений воздействием факторов внешней среды. М., 1952.
- Новиков В. А. Третья и четвертая стадии развития растений. Зап. Ленингр. с.-х. ин-та, вып. 11, 1956.
- Остапенко В. И. Цитофизиологические особенности и оплодотворяющая способность пыльцы некоторых сортов вишни. Изв. АН СССР, сер. биол., № 4, 1955.
- Остапенко В. И. Окислительные свойства пыльцы и тканей пестика некоторых поликарпических растений. Бюлл. ЦГЛ им. И. В. Мичурина, вып. 4, 1957.
- Остапенко В. И. Роль окислительных процессов в сексуализации и оплодотворении у косточковых растений. Бюлл. ЦГЛ им. И. В. Мичурина, вып. 7—8, 1959.
- Поволоцкая К. Л. и Седенко Д. М. Метод совместного определения активности аскорбиноксидазы, полифенолоксидазы и пероксидазы. Биохимия, т. 20, вып. I, 1955.

- Рубцова М. С. Взаимосвязь между мощностью ростовых процессов при гетерозисе у гибридов кукурузы и физиолого-биохимические особенности исходных самоопыленных линий. Тр. научной конф. по росту и развитию высших растений. Вильнюс, 1963.
- Сабинин Д. А. Минеральное питание растений. Изд. АН СССР, 1940.
- Туркова Н. С. Обмен веществ и рост растений. Вестник МГУ, № 9, 1955.
- Шардаков В. С. Реакция на пероксидазу как показатель жизнеспособности пыльцы растений. Докл. АН СССР, т. 26, № 3, 1940.

ВЛИЯНИЕ БИОСТИМУЛЯТОРОВ НА ПРОРАСТАНИЕ ПЫЛЬЦЕВЫХ ЗЕРЕН КРАСНОГО КЛЕВЕРА

П. Аллес

Тартуский госуниверситет

В практике сельского хозяйства при решении ряда задач селекции и семеноводства сельскохозяйственных культур необходимо учитывать условия прорастания их пыльцы. Большой интерес для селекционеров представляют вопросы биологии и физиологии оплодотворения растений (Поляков, 1957). В настоящее время селекционно-генетическая наука накопила довольно обширный экспериментальный материал, позволяющий хотя бы частично приблизиться к пониманию закономерности связей, которые существуют между способами опыления сельскохозяйственных растений и некоторыми свойствами потомства.

При искусственном скрещивании и дополнительном опылении в селекционно-семеноводческой работе возникает необходимость всестороннего изучения жизнеспособности генеративных органов растений в различных условиях существования. Изучая вопросы опыления сельскохозяйственных растений, а также различные методы опыления, мы оказались перед необходимостью исследовать влияние различных стимулирующих веществ на прорастание пыльцы. Согласно имеющимся литературным данным, добавление к питательной среде различных стимуляторов оказывало различное влияние на прорастание пыльцы и рост пыльцевых трубок различных видов растений. Так, по данным И. А. Каурова и В. С. Вакула (1961), С. И. Машкина (1959), Т. А. Червоненко (1959) и др., гиббереллин в концентрации от 0,001 до 0,01% стимулирует прорастание пыльцы древесных растений. Изучалось также стимулирующее действие гиббереллина на пыльцу гороха, подсолнечника и других культур (Босе, 1959 и др.). В то же время имеются данные и об отрицательном влиянии гибберелловой кислоты, в особенности на прорастание пыльцевых трубок. Так, К. Чендлер (1957), изучая влияние гибберелловой кислоты на 27 видов растений из 17 семейств, нашел, что у таких растений, как *Delphinium* и *Sainte Paulia* она сильно угнетает рост пыльцевых

трубок и слабо стимулирует прорастание пыльцевых зерен. П. Лаборер (1960) указывает, что повышение концентрации гиббереллина в растворе выше 300 г/мл сильно подавляет прорастание пыльцевых зерен и рост пыльцевых трубок.

У многих видов растений установлено стимулирующее действие борной кислоты как на прорастание пыльцы, так и на рост пыльцевых трубок (Васильев, 1941; Голубинский, 1945 и др.). Р. Мюнжер (1960) установил такое положительное действие борной кислоты для 60 представителей покрытосеменных и целого ряда голосеменных.

О стимулирующем действии различных ауксинов, витаминов и гормонов сообщали М. В. Резник (1956), М. Н. Слудская (1940), В. Рахаван и Н. Варнох (1959) и др. Они считают, что эффект действия указанных веществ зависит от их способности накапливаться в пыльцевых зернах.

О характере действия на прорастание пыльцевых зерен и рост пыльцевых трубок пчелиного маточного молочка мы не нашли сообщений в доступной нам литературе.

Учитывая имеющиеся литературные данные, изучение влияния на прорастание пыльцевых зерен и рост пыльцевых трубок красного клевера стимуляторов гиббереллина, гетероауксина, витамина В₁, борной кислоты и пчелиного маточного молочка представляет как практический, так и теоретический интерес.

Опыты проводились на биологической станции Тартуского госуниверситета в Квиссентале. В данной статье излагаются материалы о влиянии биостимуляторов на прорастание пыльцевых зерен и рост пыльцевых трубок красного клевера сорт 'Ийгева 1'.

Методика работы. Проращивание пыльцы осуществлялось в висячих каплях в чашках Петри. На внутренней стороне верхней крышки были нанесены капли питательной среды, на которой делали посев пыльцы. Для установления нормальной влажности воздуха, необходимой для прорастания пыльцы, на дно наливался тонкий слой воды. Проращивание проводилось при температуре воздуха 19—21°С, при относительной влажности воздуха в помещении 70—75%. Для подбора оптимальной среды опыты закладывались в 8 вариантах (в 4-кратной повторности), а именно: дистиллированная вода, растворы сахарозы 5, 10, 15, 20, 25, 30, 35% с добавлением 0,15% агар-агара. Исследование препаратов проводилось под обычным и в отдельных случаях фазо-контрастным микроскопом.

Результаты исследования

Прежде чем приступить к изучению влияния различных стимуляторов на прорастание пыльцевых зерен, необходимо было установить наиболее благоприятную концентрацию сахарозы в среде. Проращивание пыльцы на агаровой среде с различными концентрациями сахарозы служило в дальнейшем контролем при изучении влияния вышеуказанных веществ.

Как видно из данных табл. 1, от концентрации сахарозы зависит как процент прорастания пыльцевых зерен, так и интенсивность роста пыльцевых трубок. При 5% концентрации сахарозы проросло только 8% пыльцевых зерен, длина пыльцевых трубочек (в среднем по 25 трубкам) составляет только 21 μ . 75% пыльцевых зерен лопнуло. При 10% концентрации раствора сахарозы проросло 56% зерен, около 30% лопнуло в начальной стадии прорастания. Длина пыльцевых трубок также небольшая, в среднем составляла 43 μ . При увеличении концентрации сахарозы в питательной среде до 15% создаются наиболее благоприятные условия для прорастания пыльцевых зерен красного клевера. В данном случае процент прорастания достигает 62%, уменьшается количество лопнувших зерен и пыльцевых трубок. Длина пыльцевых трубок больше и достигает в среднем 180 μ .

Таблица 1

Влияние различных концентраций сахарозы на прорастание пыльцевых зерен

Содержание сахарозы в питательной среде (%)	Проросло пыльцевых зерен (%)	Лопнуло		Средний размер пыльцевых трубок	
		зерен (%)	трубок (%)	длина (μ)	толщина (μ)
5	8	75	90	21	10
10	56	40	30	43	9
15	62	18	22	180	9
20	50	34	82	210	10
25	29	10	75	110	10
30	21	14	76	110	10
35	18	10	80	115	10

При повышении концентрации сахарозы до 20% условия прорастания сохраняются хорошими, прорастает в среднем 50% пыльцевых зерен. Однако увеличивается процент лопнувших зерен и пыльцевых трубок. Примерно 80% пыльцевых трубок, достигая длины 120 μ , начинают расширяться и вскоре лопаются на конце. Дальнейшее повышение концентрации сахарозы до 25, 30 и 35% неблагоприятно влияет на прорастание пыльцы на искусственной среде и на рост пыльцевых трубочек. Количество проросших зерен уменьшается до 18—29%. Пыльцевые трубочки оказываются деформированными, изогнутыми и утолщенными. Длина их достигает 110 μ , и трубочки прекращают рост и лопаются.

Таким образом наиболее благоприятной концентрацией сахарозы для проращивания пыльцы красного клевера на искусственной среде является 15%, менее благоприятно наличие 10%

и 20% сахарозы, и неблагоприятно более низкое или очень высокое содержание сахарозы.

Полученные данные согласуются с результатами, полученными в естественных условиях проращивания пыльцы. Так, в дни опыта количество сахара в нектаре цветков красного клевера составляло в среднем 15,2%, с минимумом 11,6% и максимумом 27,8%.

Для определения влияния на прорастание пыльцы к питательной среде добавлялись некоторые стимуляторы роста, а именно: борная кислота в концентрации 5, 10, 15, 20, 25 мг/л; гиббереллиновая кислота — 1, 3, 5 и 7 мг/л; гетероауксин — 5, 10, 15, 20, 25 мг/л; витамин В₁ — 0,05, 0,1, 0,15 и 0,2 мг/л и маточное молочко — 50, 100, 200 мг/л.

Учитывая полученные нами и имеющиеся в литературе данные, в дальнейших опытах использовались указанные стимуляторы в следующих концентрациях: борная кислота 15 мг/л, гиббереллиновая кислота 5 мг/л, гетероауксин 10 мг/л, витамин В₁ 0,1 мг/л и пчелиное маточное молочко 100 мг/л.

В табл. 2 представлены данные по влиянию на прорастание пыльцы красного клевера борной кислоты. Прибавление к питательной среде борной кислоты незначительно ускоряло начало прорастания пыльцевых зерен. Начало прорастания отмечалось через 15 мин. после посева. Однако бор оказал более сильное влияние на характер прорастания пыльцевых трубок. Если в контрольных посевах на среде с 5% сахарозы лопнуло 90% проросших трубок и 75% зерен в начальной стадии прорастания, то при добавлении бора в тех же условиях лопнуло только 20% трубок и 40% зерен. При концентрации сахарозы 10% в вариантах с бором в 4 раза увеличилась средняя длина пыльцевых трубочек. Наибольшей длины пыльцевые трубочки достигали при оптимальных условиях роста, т. е. при concentra-

Таблица 2
Влияние бора на прорастание пыльцевых зерен (учет через 6 часов)

Содержание сахарозы в питат. среде (%)	Проросло пыльцевых зерен (%)	Лопнуло		Средний размер пыльцевых трубок	
		зерен (%)	пыльцевых трубок (%)	длина (μ)	толщина (μ)
5	10	40	20	20	9
10	45	50	30	250	9
15	60	45	20	380	10
20	35	30	25	90	11
25	25	10	40	80	12
30	20	10	15	40	12
35	24	11	20	25	12

ции сахарозы 15%. При повышенных концентрациях сахарозы стимулирующего действия бора не отмечалось. Длина пыльцевых трубок была даже меньше контрольного варианта, увеличилась толщина пыльцевых трубок на 1—2 μ , концы трубок деформировались, но лопнувших трубок было меньше. Характер действия борной кислоты можно, по-видимому, объяснить тем, что бор принимает участие в построении стенок оболочки пыльцевых трубок и тем самым усиливает их прочность.

В отличие от борной кислоты, прибавление к питательной среде витамина В₁ увеличивало процент прорастающих пыльцевых зерен (табл. 3). Так количество проросших пыльцевых зерен значительно возросло (до 40%) при низких концентрациях сахарозы, в частности при 5% сахарозы. Во всех вариантах с витамином В₁ уменьшилось количество лопнувших пыльцевых зерен. Увеличивалась также длина пыльцевых трубок и особенно значительно при неблагоприятных концентрациях сахарозы. При концентрации сахарозы 20 и выше процентов концы трубок деформируются и больше 50% их лопаются. Таким образом витамин В₁ стимулирует прорастание пыльцевых зерен, частично уменьшая неблагоприятное влияние повышенных концентраций сахарозы, одновременно стимулируется и рост пыльцевых трубок. Однако скорость роста не изменяется.

Т а б л и ц а 3
Влияние витамина В₁ на прорастание пыльцевых зерен

Процент сахарозы в питат. среде	Проросло пыльцевых зерен (%)	Лопнуло		Средний размер пыльцевых трубок	
		зерен (%)	трубок (%)	длина (μ)	ширина (μ)
5	40	45	80	320	11
10	60	20	15	310	13
15	80	5	10	280	14
20	90	5	50	350	14
25	45	0	60	230	14
30	23	0	56	210	14
35	10	0	65	250	14

Гетероауксин при испытанных нами концентрациях оказал отрицательное действие на процент прорастания пыльцевых зерен в варианте с 5% сахарозы, проросло только 3%, и из них 80% лопнуло, лопнуло также 80% непроросших пыльцевых зерен (табл. 4). Пыльцевые зерна были набухшими, что, очевидно, указывает на их повышенную проницаемость, а следовательно и на усиленное поступление гетероауксина. Повышение же концентрации гетероауксина в пыльце, как показали пред-

варительные опыты, задерживает их прорастание. При концентрации сахарозы 20% в питательной среде не отмечалось влияния на прорастание пыльцевых зерен, однако длина пыльцевых трубок увеличилась. При концентрациях сахарозы 30—35% количество проросших зерен было примерно в 3 раза больше, чем в контроле, отсутствовали лопнувшие зерна, однако пыльцевые трубки были сильно деформированы, искривлены, толщина увеличилась на 3—4 μ , длина их была небольшая и рост обычно прекращался через 40—50 минут, трубки росли мед-

Таблица 4

Влияние гетероауксина на прорастание пыльцевых зерен

Содержание сахарозы в питательной среде (%)	Проросло пыльцевых зерен (%)	Лопнуло		Средний размер пыльцевых трубочек	
		зерен (%)	трубок (%)	длина (μ)	ширина (μ)
5	3	80	80	56	10
10	15	60	50	130	11
15	55	30	23	340	11
20	70	5	60	160	10
25	73	0	33	120	13
30	68	0	43	30	13
35	60	0	65	36	14

ленно. Несколько иные результаты были получены при добавлении к питательной среде маточного молочка. Как видно из данных таблицы 5, в вариантах с низкой концентрацией сахарозы порядка 5—10% не отмечалось увеличения количества проросших пыльцевых зерен, но процент лопнувших пыльцевых трубочек был намного меньше. Рост пыльцевых трубочек был очень неодновременный, растянутый, начинался через 5 и

Таблица 5

Влияние пчелиного молочка на прорастание пыльцевых зерен

Содержание сахарозы в питательной среде (%)	Проросло пыльцевых зерен (%)	Лопнуло		Средний размер пыльцевых трубок	
		зерен (%)	трубок (%)	длина (μ)	толщина (μ)
5	10	80	0	60	10
10	30	60	10	130	9
15	40/85	5	10	330	11
20	20/80	10	10	320	11
25	20/90	7	15	350	10
30	15/85	5	15	210	12
35	10/90	5	20	110	12

10 мин., у некоторых зерен через 15 мин. Прекращение роста пыльцевых трубочек в большинстве случаев отмечалось через 25—35 мин.

При концентрации сахарозы 15% и выше наблюдалось прорастание пыльцевых зерен как бы в два этапа. Примерно 40% их начало прорасти через 10 минут, и 45% через 20—35 минут. Сильно стимулировалось прорастание зерен при высоких концентрациях сахарозы; так, при 35% сахарозы через 3 часа проросло 90% пыльцевых зерен. Количество лопнувших пыльцевых зерен и трубок в этом варианте было также небольшое. Рост трубок был медленным. Трубки имели нормальную толщину и форму.

Гиббереллиновая кислота оказала сильное стимулирующее действие на прорастание пыльцевых зерен в вариантах с концентрацией сахарозы 10% и выше (табл. 6). Процент прорастания пыльцы здесь был самым высоким из всех вариантов

Таблица 6
Влияние гиббереллина на прорастание пыльцевых зерен

Содержание сахарозы в питательной среде (%)	Проросло пыльцевых зерен (%)	Лопнуло		Средний размер пыльцевых трубок	
		зерен (%)	трубок (%)	длина (μ)	толщина (μ)
5	5	70	15	20	10
10	81	5	15	840	10
15	95	2	10	280	10
20	80	5	5	260	12
25	80	0	25	340	12
30	73	2	30	360	12
35	60	0	43	310	12

опыта. Процент лопнувших пыльцевых зерен и трубок низкий. Особенно сильно стимулирующее действие гиббереллина проявилось при оптимальных условиях выращивания, т. е. при 15% сахарозы в среде. В отличие от других испытанных веществ гиббереллин сильно влияет на скорость роста пыльцевых трубок (табл. 7). Если обычно рост пыльцевых трубок начинался через 10—15 минут и позже, то при прибавлении гиббереллина рост отмечался уже через 4—5 минут. Длина отдельных трубок достигала 1000 μ, а в среднем составляла 840 μ. 6% из пыльцевых трубок, достигнув длины 520 μ и более, раздваивались и продолжали расти дальше.

При помощи фазо-контрастного микроскопа мы наблюдали за скоростью роста пыльцевых трубок на питательной среде с 15% сахарозы, 0,15% агара и 5 мг/л гиббереллина. Оказалось, что согласно данным таблицы 7, прибавление к среде гиббереллина ускорило рост пыльцевых трубок примерно в 2—2,5 раза.

Таблица 7

Влияние гиббереллина на скорость роста пыльцевых трубок

	Время (в мин.)								
	5	10	15	20	25	30	35	45	60
Гиббереллин	10	38	76	150	248	310	376	428	590
Контроль	0	13	33	94	110	120	135	152	лоп- нули

Выводы

1. Наиболее благоприятной искусственной питательной средой для проращивания пыльцы красного клевера по данным наших опытов оказалась среда, содержащая 15% сахарозы и 0,15% агар-агара.

2. Борная кислота слабо стимулировала прорастание и не ускоряла роста пыльцевых зерен, а при пониженных концентрациях сахарозы стимулировала рост пыльцевых трубок.

3. Витамин В₁ стимулировал прорастание пыльцевых зерен и рост пыльцевых трубок, уменьшал неблагоприятное влияние повышенных концентраций сахарозы.

4. Гетероауксин не стимулировал прорастания зерен. Если при высоких концентрациях сахарозы процент проросших пыльцевых зерен и увеличивался, то, однако, пыльцевые трубки росли медленно и были утолщены и деформированы.

5. Маточное молочко оказалось хорошим стимулятором, вызывающим в отдельных случаях 90% прорастания пыльцевых зерен. Пыльцевые трубки имели нормальный вид, процент лопнувших трубок оказался небольшим.

6. Гиббереллиновая кислота из всех испытанных в опыте стимуляторов наиболее сильно стимулировала прорастание пыльцевых зерен и особенно рост пыльцевых трубок в длину. Сильно ускорялось также время прорастания и скорость роста пыльцевых трубок.

7. Из испытанных стимуляторов роста наиболее активными оказались гиббереллиновая кислота и маточное молочко.

ЛИТЕРАТУРА

- Васильев И. В. Влияние бора на прорастание пыльцы и рост пыльцевых трубок томата. ДАН СССР, т. XXXI, 6, 1941.
 Голубинский И. Н. К познанию физиологии прорастания пыльцы. ДАН СССР, т. 4, 6, 1945.
 Кауров И. А., Вакула В. С. Влияние гиббереллина на прорастание пыльцы древесных растений. Бот. ж., т. 46, 8, 1961.

- Машкин С. И. Использование гетероауксина в качестве стимулятора прорастания пыльцы и роста пыльцевых трубок некоторых плодовых растений. Физиол. растений, 3, 1959.
- Поляков И. М. Меченая пыльца при изучении вопросов оплодотворения. Селект. и семенов., 3, 1957.
- Слудская М. Н. О влиянии гетероауксина на прорастание старой пыльцы. ДАН УССР, 2, 1940.
- Червоненко Т. А. Роль гетероауксина в процессах прорастания пыльцы и роста пыльцевых трубок. Тр. Укр. н.-и. и-та селекции и генетики, 4, 1959.
- Bose N. Effect of gibberellin on the growth of pollen tubes. Nature, 184, 4698, 1959.
- Labourer P. Interactions de l'acide gibberellique et de l'acide indolacétique dans la germination du pollen de tulipe. C. r. Acad. Sci., 250, 9, 1960.
- Münzner R. Untersuchungen zur Physiologie von Pollenkeimung und Schlauchwachstum unter besonderer Berücksichtigung der Borsäurewirkungen. Biol. Zbl., 79, 1, 1960.
- Chandler C. Studies on the effect of gibberellic acid on pollentub growth. Plant physiol., 32, 1957.
- Raghavan V. a. Barnah H. Effect of time factor on the stimulation of pollen germination and pollen tube growth by certain auxins, vitamins and trace elements. Physiол. plantarum, 12, 3, 1959.
- Resnik M. Influencia de hormonas vegetales sobre la germinacion del polen de los citrus. Bull. Res. Council. Israel., D-5, 2—3, 1956.

ЗАВИСИМОСТЬ КАЧЕСТВА ПЫЛЬЦЫ ДРЕВЕСНЫХ ЭКЗОТОВ ОТ УСЛОВИЙ ЕЕ ФОРМИРОВАНИЯ В ЛАТВИЙСКОЙ ССР

А. М. Мауринь

Латвийский госуниверситет им. П. Стучки

Изучением качества пыльцы интродуцированных древесных и кустарниковых видов мы занимались в связи с проблемой их акклиматизации. Как известно, качество пыльцы является одним из важнейших факторов, определяющих урожай и качество семян. Получение же доброкачественных семян местной репродукции является необходимым условием акклиматизации растений инорайонного происхождения (Мичурин, 1948).

Говоря о качестве пыльцы, мы имеем в виду как ее жизнеспособность, так и оплодотворяющую способность. Понятия эти, как вполне справедливо отмечает В. И. Остапенко (1961), не равнозначны. Жизнеспособность пыльцы — это ее потенциальная способность прорасти на рыльце пестика, а оплодотворяющая способность — это ее способность производить оплодотворение.

В своей работе мы пользовались для определения жизнеспособности пыльцы методом реакции на пероксидазу по В. С. Шардакову (1940). Как показала специально проведенная нами серия опытов по сравнению результатов, полученных этим методом и проращиванием пыльцы в оптимальной по возможности искусственной среде, метод В. С. Шардакова оказался более надежным для определения жизнеспособности свежесобранной пыльцы (Мау-

ринь и Кауров, 1956). К такому же выводу пришли и другие авторы (Машкин, 1959; Фетисов и Крюкова, 1960; King, 1960). Однако для определения жизнеспособности старой пыльцы этот метод не может быть рекомендован, так как падение уровня общей жизнеспособности пыльцы идет быстрее, чем падение активности ферментов (Фетисов и Крюкова, 1960; Диакону, 1961).

По данным В. И. Остапенко (1961), активность реакции на пероксидазу не только характеризует потенциальную жизнеспособность пыльцы, но и дает представление об ее окислительных свойствах, являющихся, в свою очередь, показателем оплодотворяющей способности пыльцы. При использовании цитохимической методики мы пытались составить себе представление и об относительном уровне активности реакции на пероксидазу конкретного образца пыльцы. Для этого анализируемую пыльцу мы подразделяли по уровню активности ее реакции на пероксидазу на 4 категории: 0 — реакция на пероксидазу не проявляется, + — реакция на пероксидазу слабая, ++ — реакция на пероксидазу средняя, +++ — реакция интенсивная. Для каждой категории конкретного образца мы вычисляли процентное количество пыльцы и множили его на показатель интенсивности реакции соответствующей категории (0—3). Полученные по каждому образцу числовые данные суммировали и сумму принимали за показатель относительной активности реакции на пероксидазу пыльцы соответствующего образца (0—300).

Для более полной характеристики окислительных свойств пыльцы экзотов мы определяли и уровень окислительно-восстановительного потенциала ее, по которому судят об общей напряженности окислительных и восстановительных процессов в живой клетке (Макаров, 1953). В своей работе мы использовали колориметрический (индикаторный) метод, основанный на том, что ряд красителей при восстановлении обесцвечиваются или меняют свой цвет. Величину окислительно-восстановительного потенциала (E_h) мы определяли по известной формуле (Вюрмзер, 1935): $E_h = 0,03(gH_2 - 2pH)$ вольт, где gH_2 — отрицательный логарифм парциального давления газообразного водорода, определяемый колориметрически, а pH — отрицательный логарифм концентрации водородных ионов, который мы также определяли колориметрически. При работе с индикаторами мы учитывали, что красители-индикаторы с более высоким показателем gH_2 (далия, тионин, метиленовая синяя и др.) меняют E_h на 100 мв при изменении степени окисления от 98 до 2%, и поэтому пользовались заимствованной из книги И. Л. Работновой (1957) таблицей поправок (K) по формуле: $E_h = E_0 + K$. Во избежание завышения данных при пользовании индикаторами в окисленной форме (при определении величины gH_2), для контроля мы применяли индикаторы и в восстановленной форме. Для восстановления красителей-индикаторов мы пользовались методикой В. Семенова (Semenov, 1934), согласно которой восстанавливали краски гипосульфитом в кислой среде (при $pH = 3,5$).

Полученные нами в течение последних восьми лет результаты исследования качества пыльцы экзотов приводятся в ряде публикаций (Мауринь, 1960, 1962а, 1963 и др.), поэтому подробнее здесь не будем на них останавливаться. Отметим лишь, что между жизнеспособностью пыльцы экзотов и полнозернистостью их семян наблюдается довольно тесная взаимосвязь, за исключением лишь некоторых видов (*Hedysarum multijugum* Maxim., *Maackia amurensis* Rupr., *Rhus typhina* L. и др.), у которых при сравнительно высокой жизнеспособности пыльцы семена обычно пустые, недоразвитые, или плоды вовсе не завязываются. У таких видов уровень окислительно-восстановительного потенциала пыльцы очень низкий (0—90 мв).

Если для преобладающего большинства экзотов можно построить общую многолетнюю кривую зависимости полноты жизни семян от жизнеспособности пыльцы, то оптимальный уровень окислительно-восстановительного потенциала пыльцы у различных интродуцированных видов разный, и общую для всех видов кривую построить нельзя. Иными словами — нельзя утверждать вообще, что при rH_2 пыльцы ниже 18 или 16 и при pH выше 6 (т. е. уровне Eh ниже 180—120 мв) оплодотворение исключено. Наши наблюдения показывают, что диапазон Eh пыльцевых зерен, при котором обеспечивается их оплодотворяющая способность, довольно широк. Но у каждого вида есть свой минимальный для успешного оплодотворения порог уровня окислительно-восстановительного потенциала, и ряд экзотов в условиях их культуры в Латвийской ССР обычно превышают его (*Rhus typhina* L., *Hedysarum multijugum* Maxim., *Catalpa ovata* Don., *Tilia euchlora* K. Koch и др.). У некоторых интродуцированных видов и сортов снижение уровня окислительно-восстановительного потенциала связано с резким падением общей жизнеспособности пыльцы (*Cydonia oblonga* Mill., *Cercidiphyllum japonicum* S. et Z., *Sambucus nigra* L., некоторые декоративные формы *Clematis* L., некоторые сорта *Prunus domestica* L. и др.). При уровне Eh пыльцы ниже 90 мв мы не наблюдали ни у одного исследованного нами вида образования жизнеспособных семян, у ряда видов их формирование не наблюдалось и при уровне окислительно-восстановительного потенциала пыльцы ниже 180 мв.

Какие же факторы вызывают снижение качества пыльцы экзотов? На этот вопрос частичный ответ можно получить из анализа наших восьмилетних данных систематического сравнительного изучения качества пыльцы и семян более 50 видов экзотов. Этими факторами в основном являются условия формирования пыльцы соответствующих маточников, главным образом метеорологические условия. У группы интродуцированных видов, микроспорогенез которых проходит весной и в начале лета в год цветения, основными определяющими качества формирующейся пыльцы метеорологическими факторами в этот период следует признать температуру и влажность (особенно дефицит влажности) воздуха, как это видно из наших данных, приведенных в таблице 1. Для характеристики метеорологических условий использованы данные ближайшей к месту произрастания соответствующего маточника метеорологической станции. Сумма активной (выше 10° Ц) температуры высчитана нами в градус-часах за весь период микроспорогенеза, принятый для удобства сравнения для всех видов продолжительностью в 1 месяц, что в среднем соответствует для большинства видов. За исходный момент для расчета продолжительности периода микроспорогенеза мы приняли дату обнаружения пер-

Таблица 1

Жизнеспособность пыльцы экзотов в зависимости от метеорологических условий в период микроспорогенеза

Год наблюдения	Время прохождения периода микроспор. (м-ц, дек.)	Метеорологические условия					Жизнеспособность пыльцы (в %)
		Средне-суточная температура	Заморозки (абс. минимум)	Сумма активн. температуры (гр.-час.)	Продолж. солнечн. сияния (час.)	Дефицит влажн. в 13 час.	
1	2	3	4	5	6	7	8

1. *Acer campestre* L. — Румене.

1955	V ₁₋₃	7,9	—0,7	601	211	108	47,0
1956	V ₁₋₃	9,3	—0,7	956	271	167	71,2
1957	IV ₃ —V ₁₋₂	9,7	—3,5	1520	216	211	90,9
1958	V ₁₋₃	10,2	—2,1	1771	190	144	94,3
1959	IV ₃ —V ₁₋₂	9,6	—4,7	1120	284	242	96,7
1960	IV ₃ —V ₁₋₂	8,3	—3,5	762	257	216	71,3
1961	IV ₃ —V ₁₋₂	8,9	—6,7	907	259	211	82,5
1962	IV ₃ —V ₁₋₂	8,0	—3,0	797	175	160	70,8

2. *Catalpa ovata* Don. — Саласпилс.

1955	VI ₃ —VII ₁₋₂	17,6	—	5501	372	125	82,5
1956	Сильно обмерзла зимой 1955/56 г., не цвела.						
1957	VI ₃ —VII ₁₋₂	16,6	—	4796	255	131	42,8
1958	VII ₁₋₃	16,6	—	4872	258	127	46,0
1959	VII ₁₋₃	19,4	—	7046	311	212	98,7
1960	VI ₃ —VII ₁₋₂	16,3	—	4593	238	139	44,7
1961	VII ₁₋₃	15,8	—	4296	188	113	67,7
1962	VII ₂₋₃ —VIII ₁	15,4	—	3919	231	119	40,3

3. *Tilia euchlora* K. Koch — Саласпилс.

1955	VI ₃ —VII ₁₋₂	17,6	—	5501	372	182	68,2
1956	VI ₂₋₃ —VII ₁	16,6	—	4744	229	135	43,7
1957	VI ₃ —VII ₁₋₂	16,6	—	4796	255	131	52,5
1958	VI ₃ —VII ₁₋₂	17,1	—	5055	258	165	72,1
1959	VI ₃ —VII ₁₋₂	18,7	—	6245	316	179	86,9
1960	VI ₂₋₃ —VII ₁	15,3	—	3808	296	127	43,5
1961	VI ₂₋₃ —VII ₁	15,9	—	4291	246	128	48,7
1962	VI ₃ —VII ₁₋₂	14,3	—	3160	228	106	42,1

Таблица 1 (Продолжение)

1	2	3	4	5	6	7	8
4. <i>Tilia platyphyllos</i> Scop. — Саласпилс.							
1955	V ₃ —VI ₁₋₂	9,4	—	952	273	110	22,3
1956	V ₃ —VI ₁₋₂	16,5	—	4552	316	230	87,4
1957	V ₃ —VI ₁₋₂	12,8	—1,6	2549	278	151	50,2
1958	V ₃ —VI ₁₋₂	14,1	—	3197	287	168	66,2
1959	V ₂ —VI ₁	13,1	—0,3	2076	295	153	52,6
1960	V ₃ —VI ₁₋₂	15,3	—	3953	321	167	60,5
1961	V ₃ —VI ₁₋₂	16,7	—0,5	4631	266	189	88,4
1962	V ₃ —VI ₁₋₂	11,6	—0,4	1830	285	109	42,6

вых тетрад микроспор в более развитых генеративных почках, так как более подробные исследования показали, что в большинстве случаев период микроспорогенеза начинается в среднем около двух декад до появления тетрад и заканчивается примерно через декаду после их появления.

Дефицит воздуха на 13 часов дан в процентном отношении среднего дефицита воздуха за период микроспорогенеза к минимальному за тот же календарный период в течение последних 12 лет на 13 часов. Рядом с видовым названием приводится место произрастания соответствующего маточника.

При анализе приведенных в таблице 1 данных видно, что на жизнеспособность пыльцы экзотов наибольшее влияние из всех метеорологических факторов оказывает уровень температуры в период микроспорогенеза. У всех приведенных в таблице видов наблюдается повышение жизнеспособности пыльцы с повышением температуры в период микроспорогенеза. Особенно отзывчивы на повышение температуры в этот период клен полевой, катальпа овальная, липа крымская. Некоторое корректирующее влияние оказывает и дефицит влажности воздуха и продолжительность солнечного сияния.

Кратковременное понижение температуры до -5°C и даже еще ниже в этот период не оказывает губительного влияния на качество формирующейся пыльцы ряда экзотов.

Значительный интерес представляет вопрос — как изменяются окислительные свойства пыльцы экзотов в зависимости от условий погоды в период микроспорогенеза. Частичный ответ на этот вопрос дают наши трехлетние данные, приведенные в табл. 2.

Как видно из приведенных в таблице 2 данных, окислительные свойства пыльцы экзотов усиливаются с повышением уровня температуры воздуха в период их микроспорогенеза, т. е. формирования пыльцы. Особенно благоприятно повышение темпе-

Таблица 2

Окислительные свойства пыльцы экзотов в зависимости от метеорологических условий в период микроспорогенеза

Год наблюдений	Время прохождения периода микросп. (м-ц, дек.)	Метеорологические условия			Окислительные свойства пыльцы			
		Сумма активн. температуры (гр.-час.)	Продолж. солнечн. сияния (час.)	Дефицит влажности воздуха в 13 час. (в % к миним.)	Относит. активн. р-ции на пероксид.	rH_2	pH	Eh (в мв)
1	2	3	4	5	6	7	8	9

1. *Ceanothus americanus* L. — Саласпилс.

1961	VI ₁₋₃	4759	266	138	139	14,5	5,5	105
1962	VI ₂₋₃ —VII ₁	2958	228	110	8	13,0	5,0	90
1963	V ₃ —VI ₁₋₂	4761	412	205	207	15,0	4,5	180

2. *Cydonia oblonga* Mill. № 15 — Лауцини, селекция П. Упита.

1961	IV ₃ —V ₁₋₂	907	256	211	242	16,0	5,0	180
1962	V ₁₋₃	988	137	110	261	16,5	5,0	195
1963	V ₁₋₃	3688	321	269	284	17,0	5,0	210

3. *Cydonia oblonga* Mill. — Ботанический сад ЛГУ, Рига.

1961	IV ₃ —V ₁₋₂	867	266	206	92	14,0	5,5	90
1962	IV ₃ —V ₁₋₂	805	181	158	64	13,0	5,5	60
1963	V ₁₋₃	3930	317	272	140	16,0	5,5	150

4. *Hedysarum multijugum* Maxim. — Саласпилс.

1961	V ₁₋₃	1787	231	189	146	13,0	6,0	30
1962	V ₂₋₃ —VI ₁	1031	244	108	104	13,0	6,0	30
1963	V ₁₋₃	3930	317	272	228	16,0	5,5	150

5. *Maackia amurensis* Rupr. et Maxim. — Саласпилс.

1961	VI ₂₋₃ —VII ₁	4291	246	129	117	13,0	5,5	60
1962	VI ₃ —VII ₁₋₂	3160	228	106	107	14,0	5,5	90
1963	VI ₂₋₃ —VII ₁	4912	309	152	214	15,5	5,0	165

Таблица 2 (Продолжение)

1	2	3	4	5	6	7	8	9
---	---	---	---	---	---	---	---	---

6. *Morus alba* L. — Ботанический сад ЛГУ, Рига.

1961	V ₁₋₃	1787	231	189	181	15,0	5,5	120
1962	V ₂₋₃ —VI ₁	1031	244	108	111	14,5	5,5	105
1963	V ₁₋₃	3930	317	272	242	16,5	5,0	195

7. *Viburnum lentago* L. — Саласпилс.

1961	IV ₃ —V ₁₋₂	867	266	206	225	18	5,0	240
1962	V ₁₋₃	878	172	120	258	18	5,0	240
1963	IV ₃ —V ₁₋₂	2061	246	237	256	18	5,0	240

ратуры в этот период влияет на усиление активности реакции на пероксидазу и уровень окислительно-восстановительного потенциала пыльцы у пород более южного происхождения (цеанотус американский, айва обыкновенная, копеечник многопарный и др.); это влияние усиливается с повышением дефицита влажности воздуха и, по-видимому, с увеличением продолжительности солнечного сияния. Безусловно, эти метеорологические факторы действуют на маточки экзотов в комплексе, и в «чистом виде» выделить их влияние в природных условиях не представляется возможным. Мы можем лишь утверждать, что теплая и сухая погода в условиях Латвийской ССР в период микроспорогенеза большинства экзотов, особенно более южного происхождения, действует положительно на качество формирующейся пыльцы. Что же касается таких пород с широкой экологической амплитудой, как, например, гордовина канадская, находящихся в Латвийской ССР оптимальные условия для своего роста и развития, то они не так отзывчивы на изменение условий погоды в период микроспорогенеза и удовлетворительно развиваются и при неблагоприятных для целого ряда других интродуцированных видов условиях температуры и влажности воздуха.

Не менее важное значение климатические факторы имеют и для формирования нормальной пыльцы таких интродуцированных видов, у которых микроспорогенез происходит в конце лета и осенью предшествующего плодоношению вегетационного периода. Так, например, при сравнительно низкой температуре и дефиците влажности воздуха в 1962 году в период микроспорогенеза таких ранцветущих интродуцированных видов как *Acer saccharinum* L., *Corylus colurna* L., *Biota orientalis* Endl. и некоторых других темп органогенеза у этих пород значительно замедлился, и они вошли в зиму в состоянии тетрад микроспор вместо сформированной пыльцы, как это нормально должно

быть. В зимний период у этих пород было отмечено большее или меньшее повреждение спорогенной ткани, явившееся причиной частичной или полной стерильности пыльцы и отсутствия плодоношения в следующем 1963 году. Отрицательно на качество пыльцы таких ранозцветущих пород как *Corylus colurna* L., *Thuja occidentalis* L., *Tsuga canadensis* Carr. влияют в зимний период оттепели, чередующиеся с резким похолоданием.

Кроме климатических факторов, несомненно, влияние на качество формирующейся пыльцы оказывают почвенно-грунтовые условия, освещенность (или затенение) маточников, защита от ветров и другие факторы, на которых мы здесь не будем останавливаться. Действие этих факторов довольно подробно рассматривают в своих работах Н. Д. Нестерович (1948, 1955) и другие авторы (Печникова, 1953; Авдонин, Колосова, 1959; Завадская, 1959 и др.).

Зная факторы внешней среды, снижающие качество пыльцы ценных интродуцированных видов, мы можем разработать комплекс мероприятий для его повышения. Мы можем подбирать для культуры ценных экзотов соответствующие им почвенно-грунтовые условия их культуры, в определенные сроки вносить соответствующие удобрения, создавать ветрозащитные посадки, не допускать затенения маточников и т. д. Регулирование условий погоды пока еще практически невозможно; однако, зная особенности органогенеза конкретного маточника, мы можем своевременным вмешательством существенно повлиять на качество формирующейся пыльцы (Куперман и др., 1962; Подражанский, 1958). Нами были получены положительные результаты по повышению качества пыльцы экзотов введением в камбий раствора сахарозы во время формирования материнских клеток пыльцы и тетрад, а также опрыскиванием маточников в этот период раствором хлористого калия (Маурина, 1962б) по рекомендованной В. А. Новиковым (1955) методике. В. И. Остапенко (1958, 1962) удалось направленно изменить окислительные свойства пыльцы, облучая маточники ультрафиолетовыми лучами и пропуская через почву электрический ток. В статье Х. А. Мауриной, помещенной в настоящем сборнике, приводятся данные относительно того, что значительное влияние на окислительные свойства и вообще качество пыльцы кукурузы оказывает опрыскивание растений в период микроспорогенеза химическими веществами — окислителями и восстановителями. По нашим наблюдениям, большие возможности в этом направлении открывает селекция. Как видно из приведенных в таблице 2 данных в отношении айвы обыкновенной, полученный в результате неоднократного селекционного отбора П. Упитом сеянец № 15 оказался значительно менее требовательным к уровню температуры в период микроспорогенеза, чем сеянец, растущий в Ботаническом саду ЛГУ им. П. Стучки. В этом отношении раз-

личные маточники одного и того же интродуцированного вида также в большей или меньшей степени различаются. Например, в саду хутора Тимуки (Бауский район) произрастает крупный экземпляр лещины древовидной (*Corylus colurna* L.), микроспорогенез которого в течение пяти последних лет осенью достигает только этапа тетрад или останавливается на образовании лишь материнских клеток пыльцы, и заложившиеся мужские соцветия каждую зиму вымерзают. Микроспорогенез же другого маточника этой породы, произрастающего в городе Айзпите, завершается нормально (за исключением осени 1962 г.), и генеративные почки входят в зиму со сформированной пыльцой. Этот экземпляр не только нормально цветет, но и почти ежегодно плодоносит. Следовательно, мы можем оказывать направленное влияние на качество пыльцы экзотов и методами селекции.

Выводы

1. Качество (жизнеспособность, окислительные свойства) пыльцы экзотов в Латвийской ССР значительно изменяется как по отдельным видам и маточникам, так и по годам. Изменчивость качества пыльцы по годам одного и того же маточника зависит в основном от условий погоды в период микроспорогенеза (т. е. формирования пыльцы). Из обширного комплекса метеорологических условий наибольшее влияние оказывает уровень температуры, влияние которого корректируется такими факторами как дефицит влажности воздуха и продолжительность солнечного сияния.

2. Неблагоприятные для микроспорогенеза раноцветущих экзотов условия погоды в конце лета и осенью могут значительно задержать этот процесс, как это наблюдалось нами в 1962 году, когда ряд раноцветущих видов вошли в зиму с генеративными почками в состоянии тетрад или даже материнских клеток пыльцы, а не со сформированной пыльцой, как это нормально должно быть. Это в свою очередь влечет за собой повреждение спорогенной ткани зимой и большую или меньшую стерильность пыльцы весной.

3. Повышение качества пыльцы экзотов возможно как путем селекции, так и воздействием на маточник в период формирования пыльцы различными физическими и химическими агентами, а также агротехническими мероприятиями.

ЛИТЕРАТУРА

- Андонин Н. С. и Колосова Н. А. О влиянии реакции среды на растение. Вестн. с.-х. науки, № 12, 1959.
Вюрмзер Р. Биологическое окисление и восстановление. М., 1935.
Диакону П. Новый метод определения жизнеспособности пыльцы кукурузы. Агроботаника, № 2, 1961.
Дорошенко А. В. Физиология пыльцы. Тр. по прикл. ботанике, генетике и селекции, т. 18, № 5, 1928.

- Завадская И. Г. О причинах возникновения стерильной пыльцы у ячменя при недостатке воды в почве и о некоторых возможностях их устранения. Уч. зап. Ленингр. гос. пед. ин-та им. А. И. Герцена, 1959.
- Куперман Ф. М. (ред.) Биологический контроль в сельском хозяйстве. МГУ, 1962.
- Макаров П. В. Основы цитологии. М., 1953.
- Мауринь А. М. Плодоношение и жизнеспособность пыльцы интродуцированных древесных пород в 1956—1959 гг. Интродукция растений и зеленое строительство в Латв. ССР, вып. 2, 1960. (лат., рез. русск.).
- Мауринь А. М. Качество пыльцы древесных экзотов Латвийской ССР. Изв. АН Латв. ССР, № 8 (181), 1962а.
- Мауринь А. М. Опыт преодоления стерильности пыльцы интродуцированных древесных пород. Тр. Центр. генет. лаб. им. И. В. Мичурина, т. 8, 1962б.
- Мауринь А. М. Качество семян интродуцированных древесных пород в зависимости от жизнеспособности пыльцы. Уч. зап. Латв. гос. университета, т. 49, вып. 1, 1963 (лат., рез. русск.).
- Мауринь А. М. и Кауров И. А. Сравнение методов определения жизнеспособности пыльцы древесных пород. Ботан. журнал, т. 41, № 1, 1956.
- Машкин С. И. Исследование периода покоя почек древесных пород в связи с получением пыльцы на срезанных ветвях. В сб. «Рост растений». Изд. Львовского гос. ун-та, 1959.
- Мичурин И. В. Сочинения, т. I—IV, М., 1948.
- Нестерович Н. Д. О прорастивании пыльцы древесных пород в связи с плодоношением. Изв. АН БССР, № 6, 1948.
- Нестерович Н. Д. Плодоношение интродуцированных древесных растений и перспективы их разведения в Белорусской ССР. Минск, 1955.
- Новиков В. А. Повышение устойчивости растений к снижению интенсивности света в критический период. Зап. Ленингр. с.-х. ин-та, вып. 9, 1955.
- Остапенко В. И. Изменение окислительных свойств и оплодотворяющей способности пыльцы абрикоса, персика и миндаля под влиянием ультрафиолетовых лучей. Бюлл. Центр. генет. лаб. им. И. В. Мичурина, вып. 5—6, 1958.
- Остапенко В. И. Методика определения жизнеспособности и оплодотворяющей способности пыльцы плодовых растений. Тр. Центр. генет. лаб. им. И. В. Мичурина, т. 7, 1961.
- Остапенко В. И. Наследственное изменение пола у конопли при пропускании через почву электрического тока. Тр. Центр. генет. лаб. им. И. В. Мичурина, т. 8, 1962.
- Печникова С. С. Особенности цветения и плодоношения бересклета бородавчатого под пологом леса. Тр. Ин-та леса АН СССР, т. 11, 1963.
- Подражанский А. Л. Влияние некоторых агротехнических приемов на изменение жизнеспособности пыльцы у винограда. Бюлл. научно-техн. информ. Молд. н.-и. ин-та садов., виногр. и виноделия, № 2, 1958.
- Работнова И. Л. Роль физико-химических условий (рН и gH_2) в жизнедеятельности микроорганизмов. М., 1957.
- Фетисов Г. Г. и Крюкова Н. С. Об изменении физиологических свойств пыльцы у некоторых сортов яблони. Научные докл. высшей школы. Биол. науки, № 1, 1960.
- Шардаков В. С. Реакция на пероксидазу как показатель жизнеспособности пыльцы растений. Докл. АН СССР, т. 26, № 3, 1940.
- King J. R. The peroxidase reaction as an indicator of pollen viability. Stain Technol., 35, N 4, 1960.
- Semenow W. Die Bedeutung der Säurerzeugung der Zelle für die Vitalfärbung. Ztschr. f. Zellforsch. u. mikrosk. Anat., 20, 1934.

ИСПОЛЬЗОВАНИЕ МЕТОДА ЦИКЛИЧЕСКИХ СКРЕЩИВАНИЙ В СЕЛЕКЦИИ КАРТОФЕЛЯ

А. Кальман

Эстонский научно-исследовательский институт земледелия и мелнорации

Как известно, исходному материалу и подбору родительских пар для гибридизации И. В. Мичурин придавал особо важное значение, так как знание этого материала позволяет успешнее ориентироваться в подборе родительских пар и получать нужный гибридный материал для дальнейшей селекции (И. В. Мичурин, 1939). Процесс оплодотворения дает начало новому организму. При скрещивании двух организмов с разной наследственностью происходит не только сочетание родительских признаков, но возникают и новые признаки, которые часто коренным образом отличают гибридное растение от исходных форм и которые на основании учета признаков родительских пар трудно предугадать.

Поэтому в практике селекционера, работающего над выведением новых сортов картофеля, самой трудной задачей является правильный подбор родительских пар.

В целях преодоления недостатков, существующих в методике селекции картофеля, на Йыгеваской селекционной станции ЭНИИЗМ в 1957 г. было включено в тематический план выяснение такого способа подбора родительских пар, который давал бы в наиболее кратчайший срок (в течение 2—4 лет) возможность определить, какие комбинации скрещивания обеспечивают получение наибольшего количества потомства с высокой урожайностью и высоким содержанием крахмала в клубнях у картофеля.

Согласно намеченному заданию, автор настоящей работы разработал и применил в селекции картофеля метод циклических скрещиваний.

Схема метода циклических скрещиваний

В зависимости от сложности селекционного задания и разнообразия биотипов подлежащего оценке исходного материала в цикл полового скрещивания, по усмотрению селекционера, может быть включено большее или меньшее количество материнских и отцовских сортов (форм). По нижеуказанной схеме циклы полового скрещивания сводятся к следующим трем вариантам:

- а) один материнский сорт (форма) и несколько отцовских сортов (форм);
- б) несколько материнских сортов (форм) и один отцовский сорт (форма);
- в) несколько материнских сортов (форм) и несколько отцовских сортов (форм).

Предположим, что в цикл полового скрещивания включен один материнский и семь отцовских сортов. В этом случае схема циклического скрещивания была бы следующая (1-я схема):

♂	♀						
	I	II	III	IV	V	VI	VII
A	×	×	×	×	×	×	×

В противоположном случае, т. е. когда в цикл скрещивания будет включено семь материнских сортов и один отцовский сорт, схема циклического скрещивания имела бы следующий вид (2-ая схема):

♂	♀
	I
A	×
Б	×
В	×
Г	×
Д	×
Е	×
Ж	×

В случае включения в цикл скрещивания семи материнских и семи отцовских сортов схема циклического скрещивания предстает в следующем виде (3-я схема):

♂	♀						
	I	II	III	IV	V	VI	VII
A	×	×	×	×	×	×	×
Б	×	×	×	×	×	×	×
В	×	×	×	×	×	×	×
Г	×	×	×	×	×	×	×
Д	×	×	×	×	×	×	×
Е	×	×	×	×	×	×	×
Ж	×	×	×	×	×	×	×

В схемах обозначены буквами (в вертикальном ряду) условно материнские сорта и цифрами (в горизонтальном ряду) — отцовские сорта. Крестиками обозначены комбинации скрещивания.

Из схем выясняется, что при включении в цикл скрещивания одного материнского и семи отцовских сортов (форм) или, наоборот, семи материнских и одного отцовского сорта (формы) имеется возможность получить гибриды от семи комбинаций. При включении в цикл скрещивания семи отцовских и семи материнских сортов (форм) можно получить гибриды от 49 комбинаций скрещивания.

Выращивание гибридного потомства

Гибридные семена высеваются отдельно по комбинациям и одновременно по всему циклу скрещивания. Точно так же поступают при пикировках и пересадках сеянцев в парники и пересадке их из парников в полевые условия выращивания. Полевой участок выращивания гибридов всех комбинаций цикла скрещивания должен быть расположен в одном массиве, где почвенные условия и агротехника одинаковы.

В 1957 году была выбрана первая схема цикла скрещивания с использованием в качестве материнского сорта гибридной формы № 1952-47 (Боярх Флава); среднее содержание крахмала в клубнях у № 1952-47 по 8-летним данным составляло 22,5%. Отцовскими формами являлись семь сортов: 'Президент Крюгер', 'Катадин', 'Йыгева коллане', 'Мира', 'Приекульский ранний', 'Альфа' и 'Камераз № 1'. Семена были получены в год скрещивания.

Отбор и браковка сеянцев проводились по методу, применяемому на Йыгеваской селекционной станции, с тем только различием, что урожай каждого гибридного растения в первом году выращивания взвешивался на поле в момент уборки сеянцев, причем для дальнейшего контроля их отобрали в большем количестве, чем это обычно принято. Содержание крахмала в клубнях определялось с помощью весов Реймана.

Полученные результаты по 1-ой схеме цикла скрещивания приведены в таблице 1.

Таблица 1

Результаты циклического скрещивания по 1-ой схеме за 1958—1961 гг.

Урожай клубней сеянцев первого года в 1958 г. (г)	Количество гнезд в 1958 г.	Отобрано сеянцев по годам				Урожай клубней в 1961 г. (ц/га)	Содержание крахмала в 1961 г. (в %)
		1958	1959	1960	1961		
1	2	3	4	5	6	7	8

1952—47 × Президент Крюгер

10—100	39	—	—	—	—	—	—
101—200	53	—	—	—	—	—	—
201—300	22	5	2	—	—	—	—
301—400	9	5	2	1	1	489,6	19,0
401—500	3	2	2	—	—	—	—
501—600	1	—	—	—	—	—	—
601—700	1	—	—	—	—	—	—

1952—47 × Катадин

10—100	106	—	—	—	—	—	—
101—200	186	1	1	—	—	—	—
201—300	114	33	12	3	—	—	—
301—400	74	47	19	4	1	361,1	20,6
401—500	32	14	8	2	1	390,6	18,0
501—600	9	5	4	—	—	—	—
601—700	1	1	—	—	—	—	—

1	2	3	4	5	6	7	8
---	---	---	---	---	---	---	---

1952—47 × Рыгева коллане

10—100	130	—	—	—	—	—	—
101—200	162	4	1	—	—	—	—
201—300	114	35	12	1	1	355,6	20,1
301—400	76	60	20	5	3	296,3	18,0
						454,0	18,5
						374,1	18,5
401—500	46	25	5	2	1	350,0	18,5
501—600	9	3	2	—	—	—	—

1952—47 × Мира

10—100	143	—	—	—	—	—	—
101—200	67	3	1	1	—	—	—
201—300	51	16	7	—	—	—	—
301—400	54	26	3	—	—	—	—
401—500	39	20	2	—	—	—	—
501—600	30	23	6	2	1	354,1	14,4
601—700	17	7	3	1	1	491,7	15,9
701—800	12	4	—	—	—	—	—
801—900	2	1	—	—	—	—	—
901—1000	2	1	—	—	—	—	—
1001—1100	1	—	—	—	—	—	—

1952—47 × Приекульский ранний

10—100	87	—	—	—	—	—	—
101—200	113	—	—	—	—	—	—
201—300	96	2	1	—	—	—	—
301—400	83	33	15	4	1	383,4	19,0
401—500	45	24	7	1	1	416,7	18,0
501—600	25	22	11	—	—	—	—
601—700	16	6	5	2	1	481,3	16,4
701—800	6	3	1	—	—	—	—
801—900	1	1	—	—	—	—	—
901—1000	1	—	—	—	—	—	—

1952—47 × Альфа

10—100	90	—	—	—	—	—	—
101—200	125	21	6	—	—	—	—
201—300	83	44	14	4	2	330,6	16,4
						350,0	17,5
301—400	45	10	6	1	—	—	—
401—500	15	8	3	1	—	—	—
501—600	1	2	—	—	—	—	—
601—700	1	—	—	—	—	—	—
701—800	1	—	—	—	—	—	—

1	2	3	4	5	6	7	8
1952-47 \times Камераз № 1							
10-100	86	—	—	—	—	—	—
101-200	186	13	6	—	—	—	—
201-300	151	44	10	1	1	219,1	18,0
301-400	86	42	8	—	—	—	—
401-500	31	15	3	1	—	—	—
501-600	8	7	5	4	2	382,5	16,4
						393,3	18,0
601-700	4	—	—	—	—	—	—
701-800	2	1	—	—	—	—	—

В сводной таблице 1 показана урожайность гибридов в первом году выращивания, а также отражен ход отбора и выбраковки их по годам. Полученные результаты показывают, что хозяйственно-ценные гибриды в первом году выращивания могут иметь в значительном количестве средний и ниже среднего урожай клубней. Это обстоятельство указывает на необходимость соблюдения осторожности при браковке гибридных семян первого года.

В 1959 году была включена в исследование 2-я схема цикла скрещивания. Применялась вышеописанная методика исследования. Материнской гибридной формой являлся № 527-47 (Мюнхенбергский 40663/21 \times Лорх); среднее содержание крахмала в клубнях составляло 19,1%. В качестве отцовских форм использовались 9 сортов: 'Президент Крюгер', 'Мира', 'Катадин', 'Херальд', 'Зикинген', 'Зиглинде', 'Эрли ст. Джорж' и 'Агра'. Результаты исследования сведены в таблице 2. Основные данные по комбинациям 527-47 \times Херальд и 527-47 \times Зикинген не включены в таблицу, а приводятся в тексте.

527-47 \times Президент Крюгер. В 1959 году из выращенных 95 гибридных семян было отобрано 17 семян, которые были выбракованы в 1960 году.

527-47 \times Мира. В том же году из выращенных 172 гибридов было отобрано 22 семени, из которых осенью 1960 года удалось отобрать 3 семени. Последние были выбракованы в 1961 году.

527-47 \times Катадин. В 1959 году из 59 гибридов отобрали 11 семян, выбракованных в 1960 году.

527-47 \times Херальд. В 1959 году из 339 гибридных семян был отобран 51 семя. Все они были выбракованы в 1960 году.

527-47 \times Зикинген. В 1959 году из 554 гибридных семян было отобрано 87 семян. Из них в 1960 году было отобрано 8 гибридов, выбракованных в 1961 году.

Таблица 2

Результаты циклического скрещивания по 2-й схеме за 1959—1961 гг.

Урожай клубней сеянцев первого года выращивания в 1959 г. (в г)	Количество гнезд в 1959 г.	Отобрано сеянцев по годам			Урожай клубней в 1961 г. (ц/га)	Содержание крахмала в 1961 г. (в %)
		1959	1960	1961		
1	2	3	4	5	6	7

527-47 × Зиглинде

10—100	5	—	—	—	—	—
101—200	23	—	—	—	—	—
201—300	39	—	—	—	—	—
301—400	85	3	—	—	—	—
401—500	110	26	2	—	—	—
501—600	124	33	8	—	—	—
601—700	118	35	1	1	344,7	16,4
701—800	69	17	1	1	327,5	16,4
801—900	38	16	1	—	—	—
901—1000	31	9	—	—	—	—
1001—1100	14	2	1	—	—	—
1201—1300	2	—	—	—	—	—
1301—1400	1	—	—	—	—	—
1401—1500	2	—	—	—	—	—
1501—1600	—	—	—	—	—	—
1601—1700	1	—	—	—	—	—
1701—1800	1	—	—	—	—	—

527-47 × Эрли ст. Джорж

10—100	—	—	—	—	—	—
101—200	—	—	—	—	—	—
201—300	7	—	—	—	—	—
301—400	8	2	1	1	283,6	12,5
401—500	13	12	2	—	—	—
501—600	17	5	—	—	—	—
601—700	12	9	1	—	—	—
701—800	12	3	—	—	—	—
801—900	1	1	—	—	—	—
901—1000	3	—	—	—	—	—
1001—1100	1	—	—	—	—	—

527-47 × Агра

10—100	7	—	—	—	—	—
101—200	49	—	—	—	—	—
201—300	64	2	—	—	—	—
301—400	96	8	1	—	—	—
401—500	82	21	2	1	204,4	17,5
501—600	81	22	1	—	—	—

1	2	3	4	5	6	7
601—700	43	18	5	1	326,4	13,4
701—800	29	9	1	—	—	—
801—900	28	8	1	—	—	—
901—1000	24	9	1	—	—	—
1001—1100	16	5	1	—	—	—
1101—1200	3	1	—	—	—	—
1201—1300	1	—	—	—	—	—
1301—1400	2	1	—	—	—	—
1401—1500	1	1	—	—	—	—

Таким образом, из 8 комбинаций по 2-ой схеме циклического скрещивания 5 комбинаций не дали хозяйственно-ценных гибридов. Полученные результаты указывают на нецелесообразность использования вышеуказанных родительских пар при скрещиваниях.

Как видно из приведенных данных, полученные результаты по 1-ой и 2-ой схемам циклического скрещивания оказываются сходными.

На основании сопоставления данных сводных таблиц 1 и 2 можно утверждать, что при использовании метода циклического скрещивания можно в кратчайший срок (за 3—4 года) выяснить, какие комбинации скрещивания картофеля дают возможность получать наибольшее количество потомства с высокой урожайностью и высоким содержанием крахмала в клубнях.

В ходе исследования возникла необходимость попытаться выяснить влияние отцовских форм на унаследование признака высококрахмалистости клубней при скрещивании картофеля. В целях разрешения указанной задачи был проведен цикл скрещивания по 3-ей схеме. Материнским сортом служила высококрахмалистая форма № 1952-47, которая была уже использована в цикле скрещивания по 1-ой схеме. Отцовскими сортами были выбраны 'Гольдапфель', 'Эрлайн' и селекционные номера 370-57, 303-57, 262-57, 297-57 (семена получены из ГДР), 587-58 (сеянец Йыгеваской селекц. станции).

Скрещивания были проведены в 1959 году, гибридное потомство выращено и высажено на поле в 1960 году.

Полученные по 3-ей схеме скрещивания результаты приведены в табл. 3.

На основании приведенных в таблице 3 данных можно утверждать, что при использовании метода циклического скрещивания селекционер получает уже на втором году выращивания гибридов ценные данные об унаследовании гибридами способности накопления крахмала в клубнях картофеля. На основании полученных результатов выясняется также, насколько те или

Таблица 3

Результаты циклического скрещивания по 3-ей схеме за 1960—1961 гг.

Урожай клубней сеянцев первого года в 1960 г. (г)	Количество гнезд в 1960 г.	Отобрано сеянцев по годам		Количество гнезд в 1961 г.	Средний вес гнезда (кг)	Урожай клубней (ц/га)	Содержание крахмала в клубнях (%)
		1960	1961				
1	2	3	4	5	6	7	8

1952-47 × Гольдапфель

10—100	22	—	—	—	—	—	—
101—200	10	—	—	—	—	—	—
201—300	4	2	—	—	—	—	—
301—400	7	2	—	—	—	—	—
401—500	4	2	1	2	1,40	840,0	15,4
501—600	4	2	—	—	—	—	—
601—700	4	3	2	6	0,70 0,60	420,0 360,0	14,5 16,7
701—800	1	1	—	—	—	—	—
801—900	4	3	2	8	0,68 11 0,56	408,0 336,0	13,9 21,7
901—1000	2	2	1	13	0,68	408,0	16,4
1001—1200	2	2	1	11	0,84	504,0	13,9
1201—1300	—	—	—	—	—	—	—
1301—1400	—	—	—	—	—	—	—
1401—1500	—	—	—	—	—	—	—
1501—1600	1	—	—	—	—	—	—
1601—1700	1	—	—	—	—	—	—
1701—1800	2	—	—	—	—	—	—
1801—1900	—	—	—	—	—	—	—
1901—2000	2	1	1	10	1,20	720,0	17,5

1952—47 × Эрлайн

10—100	59	—	—	—	—	—	—
101—200	59	7	2	3	0,77 4 0,67	462,0 402,0	15,4 14,2
201—300	29	14	2	3	1,00 3 1,02	600,0 622,0	14,2 13,7
301—400	20	18	3	1	1,00 9 0,50	600,0 300,0	14,2 14,7
401—500	28	14	4	5	0,50 10 0,55	300,0 330,0	16,7 12,5
501—600	16	13	6	5	0,50 9 0,44	300,0 262,0	16,7 15,4
				5	0,50	300,0	16,7
				4	1,20	720,0	15,4
				11	0,53	318,0	13,9
				5	0,64	384,0	13,7
				8	0,68	408,0	13,9
				2	1,75	1050,0	18,0
				10	0,48	288,0	16,2

Продолжение табл. 3

1	2	3	4	5	6	7	8
601—700	12	12	4	9	0,44	264,0	15,4
				6	0,67	402,0	17,4
				5	1,16	696,0	13,4
				9	0,59	354,0	16,0
701—800	10	5	2	8	0,71	426,0	13,9
				13	0,62	372,0	16,9
801—900	8	7	3	7	0,74	444,0	15,4
				7	0,51	306,0	13,7
				7	0,67	402,0	15,4
901—1000	7	3	2	12	0,52	312,0	13,9
				10	0,62	372,0	12,9
1001—1100	—	—	—	—	—	—	—
1101—1200	—	—	—	—	—	—	—

1952—47 × 370—57

10—100	7	—	—	—	—	—	—
101—200	16	—	—	—	—	—	—
201—300	24	4	—	—	—	—	—
301—400	27	9	—	—	—	—	—
401—500	32	15	—	—	—	—	—
501—600	30	13	5	4	1,07	642,0	15,9
				10	1,09	654,0	20,6
				10	0,72	432,0	23,8
				9	0,83	498,0	20,6
				7	0,75	450,0	21,7
601—700	25	16	1	12	0,63	378,0	24,9
701—800	29	22	6	13	0,65	390,0	22,2
				6	1,10	660,0	21,1
				11	1,59	354,0	20,6
				5	0,80	480,0	20,6
				13	0,57	342,0	18,0
				10	0,81	486,0	18,0
801—900	28	24	6	9	0,91	546,0	21,1
				9	0,59	354,0	19,0
				9	1,00	600,0	20,6
				11	0,56	336,0	20,6
				11	0,78	468,0	20,1
				11	0,73	438,0	20,1
901—1000	25	15	4	10	0,75	450,0	23,3
				11	0,71	426,0	17,5
				10	0,90	549,0	25,4
				12	0,89	534,0	20,1
1001—1100	9	7	3	13	0,77	462,0	21,1
				8	0,95	570,0	23,3
				13	0,63	378,0	22,7
1101—1200	5	3	3	14	0,58	348,0	23,3
				13	0,46	276,0	23,8
				13	0,69	414,0	19,0
1201—1300	5	5	2	14	0,62	372,0	23,3
				14	0,75	450,0	23,3

Продолжение табл. 3

1	2	3	5	4	6	7	8
1301—1400	4	3	3	13	0,69	414,0	18,5
				10	1,08	648,0	19,5
				13	0,79	474,0	22,7
1501—1600	2	2	—	—	—	—	—
1601—1700	1	1	1	13	0,81	486,0	20,1
1701—1800	—	—	—	—	—	—	—
1801—1900	—	—	—	—	—	—	—
1901—2000	—	—	—	—	—	—	—
2001—2100	1	1	1	13	0,77	462,0	22,7

1952—47 × 303—57

10—100	13	—	—	—	—	—	—
101—200	16	—	—	—	—	—	—
201—300	36	1	1	8	0,57	342,0	17,5
301—400	22	4	2	5	1,00	600,0	18,5
				10	0,50	300,0	19,0
401—500	40	27	—	—	—	—	—
501—600	20	10	2	10	0,58	348,0	16,4
				11	0,56	336,0	20,6
601—700	28	18	1	10	0,67	402,0	19,5
701—800	18	12	—	—	—	—	—
801—900	21	19	1	11	0,84	504,0	19,0
901—1000	10	10	7	10	1,02	612,0	22,2
				11	0,71	426,0	21,7
				12	1,00	600,0	17,5
				9	0,90	540,0	20,0
				12	0,71	426,0	21,7
				11	0,51	306,0	17,5
				12	0,46	276,0	12,9
1001—1100	16	15	—	—	—	—	—
1101—2000	9	9	1	6	0,50	300,0	13,7
1201—1300	8	8	1	12	0,64	384,0	21,7
1301—1400	2	2	—	—	—	—	—
1401—1500	4	3	—	—	—	—	—
1501—1600	1	1	—	—	—	—	—
1601—1700	1	1	—	—	—	—	—
1701—1800	1	1	—	—	—	—	—
1801—1900	1	1	—	—	—	—	—

1952—47 × 262—57

10—100	20	—	—	—	—	—	—
101—200	22	1	—	—	—	—	—
201—300	24	7	4	4	1,0	600,0	14,4
				4	0,65	390,0	21,9
				9	0,55	330,0	17,5
				8	0,58	380,0	18,5
301—400	25	16	1	7	0,61	366,0	17,0
401—500	17	15	1	7	0,71	426,0	17,5
501—600	24	17	2	8	0,66	396,0	15,9
				13	0,70	420,0	17,5
601—700	16	13	3	8	0,80	480,0	22,2
				7	0,80	480,0	22,5

1	2	3	4	5	6	7	8
701—800	11	7	7	7 11 11 11 10 10 8 12	0,75 0,60 0,65 0,69 0,85 0,90 0,85 0,81	450,0 360,0 390,0 404,0 510,0 540,0 510,0 486,0	17,2 23,8 18,0 16,4 21,7 23,3 20,1 20,6
801—900	12	11	2	12 10	0,63 0,96	378,0 576,0	20,1 21,7
901—1000	10	10	2	12 9	0,90 1,10	540,0 660,0	19,2 21,7
1001—1100	6	5	1	14	0,61	366,0	22,2
1101—1300	2	2	—	—	—	—	—
1301—1400	4	4	1	13	0,73	438,0	23,8
1401—1500	—	—	—	—	—	—	—
1501—1600	—	—	—	—	—	—	—
1601—1700	1	1	—	—	—	—	—

1952—47 × 297—57

10—100	8	—	—	—	—	—	—
101—200	2	—	—	—	—	—	—
201—300	1	1	—	—	—	—	—
301—400	7	1	—	—	—	—	—
401—500	6	4	—	—	—	—	—
501—600	5	4	1	6	1,00	600,0	19,0
601—700	6	6	3	12 14 10	0,71 0,57 0,80	462,0 347,0 488,0	19,0 20,6 19,0
701—800	3	3	—	—	—	—	—
801—900	4	3	—	—	—	—	—
901—1000	3	2	1	13	0,84	504,0	19,0
1001—1100	1	1	—	—	—	—	—
1101—1200	3	2	—	—	—	—	—
1201—1300	2	2	—	—	—	—	—
1301—1400	2	2	—	—	—	—	—
1401—1500	1	1	—	—	—	—	—
1501—1600	—	—	—	—	—	—	—
1601—1700	—	—	—	—	—	—	—
1701—1800	—	—	—	—	—	—	—
1801—1900	—	—	—	—	—	—	—
1901—2000	1	1	—	—	—	—	—

1952—47 × 587—58

10—100	6	—	—	—	—	—	—
101—200	12	—	—	—	—	—	—
201—300	28	4	2	10 3	0,60 0,53	366,0 318,0	11,9 12,9
301—400	17	5	1	4	0,50	300,0	18,0
401—500	20	15	3	10 5 5	0,50 0,64 0,50	300,0 384,0 300,0	15,4 15,5 14,2

Продолжение табл. 3

1	2	3	4	5	6	7	8
501—600	12	7	1	12	0,41	246,0	15,9
601—700	7	6	1	9	0,95	570,0	19,0
701—800	4	4	—	—	—	—	—
801—900	2	2	1	12	0,63	378,0	14,9
901—1000	3	2	2	7	0,98	588,0	20,1
				10	0,68	408,0	20,1
1001—1100	6	4	—	—	—	—	—
1101—1200	4	3	1	11	0,86	516,0	13,9
1201—1300	—	—	—	—	—	—	—
1301—1400	1	1	—	—	—	—	—
1401—1500	1	1	—	—	—	—	—
1501—1600	—	—	—	—	—	—	—
1601—1700	1	1	1	12	0,59	354,0	17,5

другие пары растений подходят в качестве исходных форм для решения селекционной задачи.

Урожай клубней на втором году выращивания гибридов может быть установлен весьма ориентировочно из-за малого количества растений умножением среднего урожая гнезда гибрида на число растений на га. Несмотря на ориентировочность показателей урожайности гибрида, получаемых при таком расчете, необходимо помнить, что он остается пока единственным возможным способом сравнения урожайности гибридных форм второго года.

Из данных, включенных в таблицу 3, видно, что при скрещивании одной и той же формы с разными отцовскими сортами (формами) получается гибридное потомство с различной хозяйственной ценностью. Так, например, от комбинации № 1952-47 × 370-57 в 1961 году было оставлено для дальнейшего испытания 35 гибридных форм со средним содержанием крахмала в клубнях 21,03%, в том числе с содержанием крахмала от 22,2—25,4% — 12 гибридных форм. В том же году и в том же цикле скрещивания от комбинации № 1952-47 × Эрлайне было отобрано 28 гибридных форм со средним содержанием крахмала в клубнях 14,9%, в том числе с максимальным содержанием крахмала от 16,2—17,4% — 5 гибридных форм.

Полученные результаты обращают внимание селекционеров на необходимость придавать важное значение выбору отцовских сортов (форм) для скрещиваний. Анализ содержания крахмала в клубнях гибридных форм, полученных при скрещивании высококрахмалистого материнского сорта (формы) с несколькими отцовскими сортами (формами), показывает, что материнский сорт может обеспечить передачу по наследству признака высококрахмалистости клубней только в том случае, если также и

отцовский сорт (форма) передает это свойство по наследству. Приведенные данные указывают на значение правильного подбора как материнских, так и отцовских сортов (форм) в соответствии с селекционным заданием.

Выводы

1. При использовании метода циклического скрещивания и одновременном выращивании гибридного потомства в одинаковых условиях селекционер имеет возможность уже в течение двух—четырех лет выяснить, какие родительские пары для скрещивания больше всего отвечают селекционным задачам.

2. Урожайность клубней гибрида первого (семенного) года выращивания не является вполне устойчивым показателем его урожайности в случае клубневого размножения. Это указывает на необходимость соблюдения осторожности при выбраковке гибридов картофеля на первом году выращивания.

3. Из результатов наших опытов выявляется (см. табл. 3) важное практическое значение использования при скрещиваниях специально созданных для этих целей исходных форм (№ 370-57, 303-57, 262-57, 297-57). Наследственные качества их проверяются по методу циклического скрещивания.

ЛИТЕРАТУРА

Мичурин И. В. Принципы и методы работы. ОГИЗ Сельхозгиз, 1939.

РАБОТА ПО СОРТОИЗУЧЕНИЮ И СЕЛЕКЦИИ КОСТОЧКОВЫХ ПЛОДОВЫХ КУЛЬТУР НА ЭКСПЕРИМЕНТАЛЬНОЙ БАЗЕ ПОЛЛИ ЭСТОНСКОГО НАУЧНО-ИССЛЕДОВАТЕЛЬСКОГО ИНСТИТУТА ЗЕМЛЕДЕЛИЯ И МЕЛИОРАЦИИ

Ю. Эслон

Эстонский научно-исследовательский институт земледелия и мелиорации

Основная работа по сортоизучению и селекции косточковых плодовых культур в Эстонской ССР сосредоточена на Экспериментальной базе Полли Научно-исследовательского института земледелия и мелиорации. За последние годы коллекционно-маточные сады косточковых, преимущественно сливы, заложены и в ряде садоводческих совхозов-питомников: Вазула, Курвитса, Куллаару, Тамме. Селекционная работа, кроме Экспериментальной базы Полли, ведется отдельными садоводами-мичуринцами: А. Курвитс в Тарту, О. Крамер в Таллине. В статье приводятся результаты селекционной работы, полученные на Экспериментальной базе Полли.

Обследование садов Эстонской ССР в 1946 и 1947 гг. показало, что суровая зима 1939/40 г. и последующие годы немецкой оккупации нанесли плодоводству ЭССР, особенно культуре косточковых, сильный урон. Сохранились лишь отдельные деревья некоторых сортов. Чаще встречались деревья сортов сливы 'Лифляндская желтая яичная', 'Эмма Лепперман', 'Эдинбургская', местами 'Ранняя синяя' ('Царь') и тернослива, а из вишен — 'Лотовая', 'Гриот Остгеймский', 'Плодородная Мичурина' и черешня 'Вильяндиская желтая' ('Дениссена желтая').

Задачей сортоизучения и селекции являлось получение морозоустойчивых ранних сортов сливы, сортов вишни с различными сроками созревания и морозоустойчивых сортов черешни. Методами работы были: 1) подбор наиболее подходящих сортов среди имеющегося сортимента; 2) посев спонтанных семян лучших сортов; 3) межсортные и межвидовые скрещивания и 4) клоновая селекция.

В целях сортоизучения в коллекционных садах Экспериментальной базы Полли было собрано 237 сортов сливы, 114 сортов вишни и 67 сортов черешни. У сортов проводились наблюдения за фенофазами, морозо- и болезнеустойчивостью, изучались возможности их взаимного опыления, величина и качество урожая плодов.

В отношении одного из самых важных свойств сорта — морозоустойчивости — наблюдения показали, что степень повреждения сортов по годам неодинакова.

В зиму 1955/56 г., с изменчивой погодой (частые оттепели сменялись морозами) и кратковременными минимальными температурами до -38° — -40° , у большинства сортов подмерзла крона — плодовые веточки и почки — и у многих сортов в большей или меньшей степени также ветви кроны. Наиболее морозоустойчивыми были сорта 'Кресцент' и 'Заря', оказавшиеся единственными сортами, которые летом 1956 года плодоносили. В хорошем состоянии, но без плодов были 'Лифляндская желтая яичная' ('Очаковская желтая'), 'Пярнуская синяя', 'Хийуская синяя', 'Пердригон', 'Скороспелка красная', 'Аксеновская', 'Гигант', 'Венгерка Пулковская', 'Венгерка Московская', 'Зюсинская' и в удовлетворительном состоянии (но также без плодов) были 'Тартуская красавица', 'Тартуская красная', 'Виктория', 'Эмма Лепперман' и некоторые другие. Сильно были повреждены 'Венгерка Вангенгеймская' и 'Ренклюд Улленса'. Сорта народной селекции были в общем устойчивее.

В зиму 1962/63 г., с почти непрерывными от -20° до -30° морозами с января до марта и температурными минимумами до -33° , -34° (причем разность температур на уровне снега и на высоте кроны 2 метра доходила до $3-4^{\circ}$, а между возвышенными и низменными участками до $7-8^{\circ}$), повреждались сильнее штамб и основания сучьев на уровне снега. Верхние

части ветвей кроны и цветочные почки были повреждены меньше, и ряд сортов удовлетворительно и даже хорошо плодоносили. Меньше всего пострадали 'Кресцент' (штамб и крона совершенно здоровы, урожай до 41 кг на дерево), 'Заря', 'Пярунская синяя' (урожай до 30 кг с дерева), 'Аамисепа 5', 'Венгерка Пулковская', 'Венгерка Московская', 'Пердригон' (урожай до 50 кг с дерева), 'Народная', 'Ренклюд урожайный Веньямина', 'Креушлаг', 'Розовая Васихина', 'Ренклюд колхозный', 'Скороспелка красная', 'Местная розовая', 'Хийуская синяя' (часть деревьев вымерзла), 'Венгерка Ажанская', 'Гигант' и некоторые другие. Все они хорошо плодоносили. Со здоровой древесины и кроной, но со слабым плодоношением, была 'Зюзинская' слива.

С сильными повреждениями плодовых и мелких ростовых веток были 'Эдинбургская слива', 'Эмма Лепперман', 'Ранняя синяя' ('Царь'), 'Тартуская красная', 'Тартуская красавица', 'Джеферсон', 'Абрикосовая', но они хорошо восстановились, образовав много ростовых побегов. 'Эдинбургская' слива даже хорошо плодоносила.

Из вишен в 1956 г. со слабыми повреждениями веток, но с удовлетворительным плодоношением, были сорта 'Гриот Остгеймский', 'Владимирская', 'Лотовая', 'Гинденбург' ('Красная плодородная'), 'Черноплодная', 'Компотная', 'Кампесуру'. С обильной урожайностью, но с менее устойчивой древесиной, были 'Амарель Димитса' и 'Склянка Испанская'. Сильно были повреждены 'Кентская' и 'Ширпотреб черная'. Из черешни наиболее устойчивы были 'Ленинградская черная', 'Ленинградская желтая', 'Зорька' и 'Вильяндиская желтая' ('Дениссена желтая'), но и у них подмерзли плодушки и плодовые почки. Урожай отсутствовал.

В зиму 1962/63 г. сорта вишни сильно пострадали, что в значительной степени следует отнести за счет повреждения листьев летом 1962 года болезнью опадения листьев (коккомикозом). У большинства культурных сортов листья опали уже в конце августа и в сентябре; древесина плохо вызрела и зимой вымерзла.

Лучше сохранились сорта 'Красная плодородная' ('Гинденбург'), 'Гриот Остгеймский', 'Шубинка', 'Владимирская', 'Ширпотреб черная', 'Мономах', 'Герой ранний', 'Литовская низкая', 'Ныммеская', 'Васильевка красная', 'Кампесуру' и особенно сорта народной селекции: 'Козеская', 'Сомпаская', 'Коростынская', 'Улучшенная Коростынская', сеянец 'Краснопахарской', 'Новая Владимирская' и некоторые другие, которые даже удовлетворительно плодоносили. Из черешни сохранились 'Вильяндиская желтая', 'Зорька', 'Ленинградская желтая', 'Дрогана желтая', 'Красавица' и особенно черешня 'Козловская'.

Наблюдения показывали, что, кроме прямого действия сильных морозов, не менее опасными были наблюдавшиеся в течение одних или ближайших 2—3 суток резкие колебания температуры в пределах 22—25°, которые особенно повреждали цветочные почки.

Из наиболее опасных болезней у сливы имели место млечный блеск, чаще поражающий поврежденные морозом деревья; у вишен серая гниль вишни и в меньшей степени млечный блеск, у поздних сортов 'Лотовая' и др. — парша косточковых и в последние годы коккомикоз.

Для наиболее распространенных сортов сливы и вишни выявлены лучшие сорта-опылители. Самоплодными в местных условиях являются сорта сливы 'Виктория', 'Эмма Лепперман', 'Ранняя синяя' ('Царь'), 'Эдинбургская', 'Тартуская красавица', 'Сахарная'. Самостерильны — 'Лифляндская желтая яичная', 'Лютсельсакса ранняя'. Остальные сорта удовлетворительно опыляются между собой.

Из сортов вишни самофертильны 'Лотовая', 'Плодородная Мичурина', 'Нымеская'; самостерильны — 'Красная плодородная' ('Гинденбург'), 'Гриот Остгеймский', 'Ширпотреб черная', 'Склянка Испанская', 'Владимирская', 'Кампесуру', 'Литовская низкая'; взаимностерильны — 'Гриот Остгеймский', 'Красная плодородная', 'Ленинградская черная' и 'Вильяндиская желтая'.

Плодоношение у сливы в большинстве начинается в 6—7-летнем возрасте, у вишен — в 5—6-летнем (отдельные плоды появляются уже в 4—5-летнем возрасте).

Из слив наиболее скороплодными оказались 'Эмма Лепперман', 'Виктория', 'Павловская красавица', 'Джеферсон' и некоторые венгерки. Ряд сортов дают высокие урожаи с первых лет плодоношения: 'Кресцент', 'Эмма Лепперман', 'Виктория', 'Ранняя синяя' и венгерки (от 20 до 40 кг с дерева). Максимальные урожаи дали сорта: 'Венгерка Пулковская' — до 64 кг, 'Чудо севера' — 58 кг, 'Ренклюд реформа' — 33 кг, 'Пердригон' — 75 кг, 'Зюзинская' — 78 кг при 12-летнем возрасте деревьев. В опытах с подвоями Я. Пальк получил с дерева 'Виктория' 149 кг, а у 'Эммы Лепперман' — около 100 кг плодов.

С наиболее ранним созреванием плодов (1—5 августа) из слив были 'Рут Герштеттер' и 'Сахарная'; на неделю позже поспевают 'Скороспелка круглая', 'Лютсельсакса ранняя', 'Павловская красавица', 'Тартуская красавица', 'Скороспелка красная'. Самыми позднеспелыми сортами являются 'Большая красная яичная', 'Джеферсон', 'Ленинградская поздняя', 'Гигант' (созревание плодов приходится на конец сентября—начало октября). Наиболее крупноплодными сортами (средний вес плодов 40—50 г) оказались 'Ренклюд Улленса', 'Джеферсон', 'Большая красная яичная', 'Вашингтон', 'Крупноплодная', 'Гигант'.

В итоге из сортов слив заслуживают внимания по скороспелости 'Рут Герштеттер' и 'Сахарная', по крупноплодности и урожайности 'Пердригон', 'Тартуская красавица', 'Тартуская красная', 'Эмма Лепперман', 'Венгерка Ажанская', 'Виктория', 'Тигант', 'Абрикосовая' и поллиские сорта — 'Поллиская яичная' и 'Карксиская'.

Из сортов вишни наиболее скороплодны 'Лотовая', 'Тамбовчанка', 'Компотная', 'Владимирская', 'Ширпотреб черная'; из черешен — 'Ленинградская черная', 'Зорька'. Самыми скороспелыми из вишен являются 'Красная плодородная', 'Литовская низкая', 'Гриот Остгеймский' и из черешен 'Ранняя Марка' ('Ранняя рынка'), 'Майя Боппард' (созревание ягод в конце июня). Крупноплодностью отличаются вишни 'Кампесуру', 'Лотовая', 'Тамбовчанка' и черешни 'Дрогана желтая', 'Эльтон', 'Зорька'. Высоким качеством плодов выделяются 'Владимирская вишня', 'Ширпотреб черная', 'Тамбовчанка', из черешен 'Зорька', 'Эльтон'. По урожайности среди вишен выделяются 'Кампесуру', 'Красная плодородная', 'Шубинка', 'Улучшенная Коростынская', 'Козеская', 'Герой ранний' (до 40 кг ягод с дерева) и из черешен — 'Зорька', 'Ленинградская черная', 'Дрогана желтая'.

В начале селекционной работы на Экспериментальной базе Полли в сортименте сливы и вишни преобладали сорта со средними сроками созревания, и общим недостатком их была недостаточная зимостойкость. Ранним сортом у слив была только 'Рут Герштеттер', обычно созревающий в наших условиях к 1 августа, однако его урожай были неровные и плоды легко опадали.

По селекции косточковых основной задачей являлся подбор и выведение зимостойких ранних сортов сливы, а также одновременно обогащение сортимента слив новыми морозоустойчивыми, высококачественными сортами, получение устойчивых к болезням с различными сроками созревания сортов вишни и морозоустойчивых сортов черешни. Основным методом работы по выведению новых сортов вначале была межсортовое, а затем межвидовое скрещивание.

За время работы по выведению новых сортов методом скрещивания было испытано 884 комбинаций на 54 000 цветках. В гибридном фонде имеется 7500 сеянцев. Из них элитных, имеющих вкусовую оценку в 4 балла и выше, 60 сеянцев сливы и 15 сеянцев вишни. В группу перспективных сортов стандартного сортимента включены 3 сеянца слив: 'Поллиская яичная', 'Карксиская' и 'Сахарная'.

По сливе скрещивания с целью получения ранних сортов проводились путем скрещивания между собой ранних сортов 'Рут Герштеттер', 'Лифляндская желтая яичная', 'Павловская красавица', 'Ранняя круглая', 'Скороспелка красная' и 'Ранняя

синяя' и пылью лучших стандартных сортов 'Ренклюд Алтана', 'Ренклюд Улленса', 'Эмма Лепперман', 'Вильгельмина Шпэт', 'Онтарио' и др.

Очень много хороших сеянцев у слив дала 'Лифляндская желтая яичная'. Из зачисленных в элиту сеянец за № 47-23-64 'Лифляндской желтой яичной' введен в группу перспективных сортов стандартного сортимента под названием 'Каркской сливы'; сеянец № 47-23-44 имеет плоды крупнее, чем 'Лифляндской желтой яичной', и они не осыпаются. Крупные, высококачественные плоды имеет и ряд других элитных сеянцев 'Лифляндской желтой яичной'. Гибрид № 46-2-1 'Лифляндской желтой яичной' с 'Эдинбургской' сливой включен в группу перспективных под названием 'Поллиской яичной сливы'; два других гибрида получили также высокую оценку. Из сеянцев 'Эдинбургской сливы' заслуживают внимания №№ 47-55-1, 47-55-11 и 47-55-36 по величине, окраске и вкусу плодов, а № 47-55-9 по скороспелости. Сеянцы 'Вильгельмины Шпэт' дали ряд высококачественных, ранних элит с отделяющейся косточкой. Из них № 48-2-7 включен в группу перспективных сортов под названием 'Сахарной'.

Из сеянцев сливы, вступивших в плодоношение в последние 1960—1963 годы, следует отметить гибрид 'Ренклода Улленса' с 'Викторией' с весом плодов до 55 г; по размеру и вкусу плодов выделяется гибрид № 46-6-1 'Эдинбургской' с 'Ранней синей' и сеянец № 49—38—1 'Эдинбургской' с крупными яркоокрашенными плодами. Гибриды ранних сортов 'Рут Герштеттер', 'Скороспелка круглая', 'Скороспелка красная' дали ряд раннеспелых сеянцев с вкусовой оценкой плодов в 3 и 4 балла, созревающих между 1 и 10 августа.

Межвидовые скрещивания проведены между садовой сливой, терносливой, уссурийской и американской ('Кресцент'). Сеянцы только еще вступают в плодоношение.

По заданию Научно-исследовательского института садоводства имени И. В. Мичурина по методу ступенчатой селекции проведены скрещивания по 4 комбинациям: местные сорта опылены пылью сорта 'Волжская красавица'. 20 сеянцев были высажены весной 1963 года.

В отношении передачи сеянцам свойств родителей следует отметить, что у сеянцев сливы 'Лифляндской желтой яичной' преобладает свойственная материнскому сорту махровость цветков, наблюдаются длинные искривленные пестики и часто дефективность пыльников и пыльцы. Плоды в большинстве средней величины или крупные, окраска их от желтой до фиолетовой. По скороспелости на первом месте стоят сеянцы 'Вильгельмины Шпэт', 'Эдинбургской' и 'Ранней синей', по скороспелости — сеянцы 'Вильгельмины Шпэт' и 'Эдинбургской'.

Сахаристостью и отделяющейся косточкой отличаются сеянцы 'Вильгельмины Шпэт'.

Для расширения довольно ограниченного сортимента вишен и черешен в план селекционной работы было включено получение морозоустойчивых высококачественных сортов вишни и черешни. Методом работы было межсортное и межвидовое скрещивание и посев косточек лучших сортов, особенно у черешни.

В отношении полученных элитных сеянцев необходимо отметить, что 'Лотовая' вишня дала мало хороших сеянцев. Сеянцы 'Любской' чувствительны к морозам. Сеянцы 'Красной плодородной' и 'Гриота Остгеймского' дали ряд скороспелых и скороплодных форм.

Среди гибридов вишни с черешней выделен ряд форм с крупными и вкусными плодами, как, например, гибрид 'Лотовой' с 'Вильяндиской желтой' с крупными десертного вкуса плодами, 'Красной плодородной' с 'Кассино' с высококачественными плодами, но недостаточно урожайный.

Черешня 'Ленинградская черная' дала ряд морозоустойчивых сеянцев, имеющих плоды с хорошими вкусовыми качествами. Один из сеянцев 'Зорьки' заслуживает внимания в связи с тем, что имеет очень сладкие средней величины плоды. Среди сеянцев черешни из Морна выделяются три сеянца, из которых один очень ранний, второй с крупными темнокрасными слегка хрящеватыми плодами.

В итоге необходимо отметить, что по сливе поставленная задача получения ранних сортов решается успешно: выделен скороспелый сорт 'Рут Герштеттер' и получено от скрещивания ранних сортов 'Рут Герштеттер', 'Скороспелка красная', 'Скороспелка круглая' свыше 70 сеянцев, вызревающих за время с 1 по 15 августа; из них 14 сеянцев получили хорошую и 46 удовлетворительную оценку по вкусу, 17 сеянцев получили хорошую и 58 удовлетворительную оценку по внешнему виду. Попутно выделен ряд высококачественных элитных сеянцев средних и поздних сроков созревания.

По вишне и черешне также выделен ряд высококачественных сеянцев, созревающих с конца июня до начала августа.

ФОРМИРОВАНИЕ УРОЖАЯ У НАИБОЛЕЕ РАСПРОСТРАНЕННЫХ В ЭСТОНСКОЙ ССР СОРТОВ КРЫЖОВНИКА

Э. Сарану

Эстонский научно-исследовательский институт земледелия и мелиорации

При выращивании плодовых и ягодных культур главной целью является получение высоких и стабильных урожаев. Для обеспечения этого необходимо знать процесс формирования урожая. Необходимо знать, какие факторы оказывают на этот

процесс положительное и какие отрицательное влияние, чтобы в практике можно было влиять на него в желаемом направлении.

Целью настоящего исследования и являлось изучение процесса формирования урожая, а также влияющих на него факторов у крыжовника как наиболее ценной в наших условиях ягодной культуры.

При проведении исследования процесс формирования урожая у крыжовника разбили на следующие три фазы: 1) образование и дифференциация зачатков цветков, 2) цветение, 3) оплодотворение и формирование плодов.

Проведенными ранее исследованиями процесса образования и дифференциации зачатков цветков плодово-ягодных культур (Ро, 1925, 1929; Коломиец, 1959) выяснено, что этот процесс протекает неодинаково в различных местностях в зависимости от метеорологических факторов, агротехники, свойств сорта и географического размещения. Поэтому очень существенно изучать все протекающие в растении процессы в конкретных условиях местообитания.

В настоящей работе рассматривается зависимость процесса образования и дифференциации зачатков цветков от сортовых особенностей, метеорологических факторов, применяемой агротехники и процессов роста и развития растения.

Работа проводилась в течение трех лет (1959—1961 гг.). Опытный материал брался из Экспериментальной базы Полли Научно-исследовательского института земледелия и мелиорации.

Из выращиваемых в Эстонской ССР сортов крыжовника изучались 14 сортов — 'Отборный Леба', 'Раэ № 1', 'Триумфальный', 'Ганза', 'Ранний Гейнингса', 'Смена', 'Рекорд', 'Первенец Полли', 'Зеленый бутылочный', 'Индустрия', 'Колумбус', 'Белый триумфальный', 'Пятилетка', 'Хаутон'. По происхождению все исследуемые сорта разделяются на две группы: происходящие от американского крыжовника (*Grossularia hirtella* Michx.) и европейского крыжовника (*Gr. reclinata* Mill.) Между обоими видами имеются существенные биологические отличия в отношении резистентности к мучнистой росе крыжовника (*Sphaerotheca mors-uvae* Berk.), степени самофертильности и др.

За процессом дифференциации зачатков цветков наблюдали под микроскопом на срезах из почек, причем весь процесс разбили на девять фаз (по В. Л. Витковскому):

1. Начинается с образования почки в пазухе листа. Внутренность почки однородна. Продолжительность фазы 11—21 день.

2. Происходит дифференциация почечных чешуек. В середине почки обособляется конус нарастания. Продолжительность фазы 16—30 дней.

3. Происходит дифференциация зачатков листьев. Продолжительность фазы 44—72 дня.

4. На вершине конуса нарастания появляются бугорки, из которых образуются зачатки цветка. Продолжительность фазы 12—22 дней.

5. Образуются зачатки тычинок и околоцветника, происходит углубление завязи. Фаза продолжается 19—30 дней (рис. 1).

6. Заканчивается углубление завязи и формируются тычинки. Продолжительность фазы 11—25 дней.

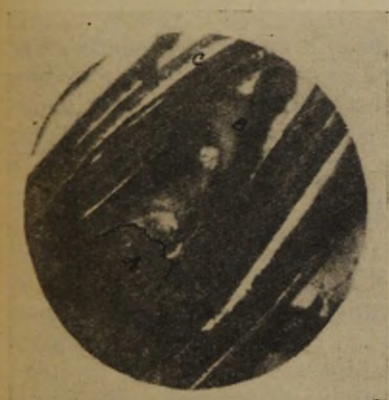


Рис. 1. Пятая фаза дифференциации зачатков цветка у крыжовника.

А — зачаток цветка; В — зачатки листьев; С — почечные чешуи.



Рис. 2. Седьмая фаза дифференциации зачатков цветка у крыжовника.

а — семязпочки; в — пыльники; с — зачаток пестика.

7. Образуются зачатки семязпочек. Продолжительность фазы в 1959/60 г. была 140—150 дней (в продолжение всего зимнего периода), в 1960/61 и 1961/62 гг. — 54—71 дней (рис. 2).

8. Образуются зачатки пестика. Продолжительность фазы в 1959/60 г. была 42—50 дней, в последующие два года — 129—149 дней.

9. Окончательное оформление цветков. Продолжительность фазы 10—19 дней. Непосредственно после девятой фазы начинается цветение.

По времени образования зачатков цветков исследованные сорта можно разделить на три группы:

1. Сорта, рано формирующие зачатки цветков. Сюда относятся ранние сорта 'Ранний Гейнингса', 'Триумфальный' и 'Раэ

№ 1' и из среднеспелых сорт 'Ганза'. У этой группы сортов образование зачатков цветков отмечено 14—16 августа.

2. Ко второй группе относятся большинство исследованных сортов: 'Колумбус', 'Зеленый бутылочный', 'Леба отборный', 'Красный триумфальный', 'Белый триумфальный', 'Смена' и 'Пятилетка'. Время образования зачатков цветков 25—30 августа.

3. В третью группу относятся сорта 'Хаутон' и 'Рекорд'.

Условия внешней среды оказывают влияние на процесс образования и дифференциацию зачатков цветков через происходящие в растении различные жизненные процессы. Особенно большое значение из метеорологических факторов имеет температура внешней среды.

По трехлетним наблюдениям автора, в наших условиях средняя суточная температура оказывается около 14—16°С в период образования зачатков цветков. Дальнейшая дифференциация происходит в условиях постепенного понижения температуры.

Метеорологические факторы оказывают влияние на рост и развитие растений не в отдельности, а в комплексе. В годы наблюдений можно было заметить, что на процесс дифференциации наряду с температурой оказывают влияние также количество осадков и солнечное сияние. Жаркие, сухие и солнечные дни на первых фазах дифференциации ускоряют прохождение их на 10—12 дней. Прохладное, богатое осадками лето наоборот замедляет скорость дифференциации.

Зачатки цветков образуются в почках, которые предварительно закончили интенсивный вегетативный рост. От начала вегетативного роста до появления зачатков цветков у крыжовника требуется 102—113 дней. Интенсивный вегетативный рост заканчивается за 12—16 дней до образования зачатков цветков.

До наступления зимнего покоя формируются все части цветка, кроме рыльца и генеративных клеток. Они являются самыми морозочувствительными частями цветка, и их формирование начинается весной. Последняя фаза развития почек протекает параллельно с началом вегетативного роста и продолжительность ее тесно связана с условиями внешней среды.

Последнюю фазу развития проходят быстрее почки на нижней части куста, где ветви в отношении теплого режима находятся в лучших условиях.

Основным фактором, определяющим урожай плодового сада, является агротехника. От нее зависит состояние питания кустов, что, в свою очередь, обуславливает направление формирования почки в ростовую или цветочную. Так как закладка зачатков цветков происходит в конусе нарастания, то на основании ранее проведенных исследований имеется мнение (Ро, 1924), что в период образования зачатков цветков концентрация сока меристематических клеток конуса нарастания повышается, главным

образом, за счет белкового азота. Образованию зачатков цветков предшествует интенсивный вегетативный рост, в течение которого образуется достаточная ассимилирующая листовая площадь. Исследованиями И. А. Коломиеца (1954, 1959) показано, что образование зачатков цветков будет успешным только в том случае, если повышение концентрации клеточного сока до необходимого уровня происходит не позднее 20—25 дней после начала развития почек. В это время в почках уже образовались почечные чешуйки и возникают зачатки листьев.

Нами процесс образования и дифференциации зачатков цветков изучался у четырех сортов на трех различных по интенсивности агрофонах. Исследуемыми сортами являлись: 'Отборная Леба', 'Раз № 1', 'Смена' и 'Триумфальный'. Использовались следующие варианты удобрений в агротехническом саду ягодников (из расчета на га):

Первый вариант:	Второй вариант:	Третий вариант:
15 т навоза,	30 т навоза,	60 т навоза,
30 кг K_2O ,	60 т K_2O ,	90 кг K_2O ,
30 кг P_2O_5 .	60 кг P_2O_5 .	90 кг P_2O_5 .

Так как опытный сад был заложен в 1959 году, то в год посадки и в следующем после посадки году по вариантам удобрений характерных различий не наблюдалось. Они наметились только в последующие годы. По данным наблюдений можно отметить, что на втором варианте ягодные кусты имеют более сильный рост по сравнению с первым вариантом, в результате чего образуется большая листовая поверхность и соответственно больше вырабатывается ассимилятов, что, в свою очередь, создает все условия к тому, чтобы возможно большее количество почек превратились в плодовые, так как процесс образования зачатков цветков в значительной мере определяется условиями питания. На интенсивном агрофоне из-за лучших условий питания процесс образования зачатков цветков начинается раньше; так, этот процесс начался во втором варианте на 5—7 дней раньше по сравнению с первым и третьим вариантом, что обеспечивает более полное развитие зачатков цветков и они оказываются более жизнеспособными и лучше происходит завязывание плодов. В третьем варианте, вероятно, ростовые процессы доминируют над развитием и поэтому запаздывает начало дифференциации зачатков цветков и урожайность оказывается ниже, чем во втором варианте.

После окончания внутрипочечного процесса развития зачатков цветков весной происходит цветение. Нормальное протекание цветения является одним из существенных условий получения высокого урожая. Так как крыжовник цветет рано, в первой

декаде мая, то весенние заморозки могут повредить цветки. Действию кратковременных снижений температуры цветки крыжовника сравнительно устойчивы. Опытами установлено, что в случае повреждения только рылец и шейки пестика не происходит еще полной гибели урожая; наблюдались у некоторых сортов еще 15—20% завязывания плодов. Гибель и опадение цветков вызывается повреждением семяпочки и завязи. Особенно чувствительными к повреждениям являлись цветки у сорта 'Раз № 1'. У других сортов повреждаются цветки при -5°C .

Для формирования урожая существенное значение имеет совпадение времени цветения и особенно массового цветения сортов, что является важным условием для осуществления перекрестного опыления. По времени цветения изученные сорта разделялись на три группы: 1) рано-, 2) средне- и 3) поздноцветущие сорта. У первых двух групп (ранне- и среднеспелые сорта) на значительном протяжении периоды массового цветения совпадают. Поздноцветущими являются некоторые позднеспелые сорта. Эти сорта более или менее самофертильны.

Изучение опыления у крыжовника проводилось по четырем следующим вариантам:

1. Изолированно, без искусственного опыления.
2. Опыление собственной пылью.
3. Перекрестное опыление.
4. Контроль — свободное опыление.

На основании полученных результатов можно утверждать, что хотя крыжовник является самоопыляющимся растением, но все же при перекрестном опылении урожай повышается на 10—20%. В перекрестном опылении особенно нуждаются сорта 'Колумбус', 'Ганза', 'Ранний Гейнингса', 'Белый триумфальный' и 'Зеленый бутылочный'. Практически самофертильными являются сорта 'Отборный Леба', 'Хаутон', 'Первенец Полли'. От собственной пыльцы они дали 65—88% завязывания плодов. При перекрестном опылении процент завязавшихся плодов повышался незначительно.

Полностью самостерильных и интерстерильных сортов среди исследованных сортов не обнаружилось.

На основании проведенных исследований можно сделать следующие выводы:

1. Процесс образования и дифференциации зачатков цветков у крыжовника начинается во второй декаде августа, у ранних сортов на 9—11 дней раньше, чем у поздних сортов. Соответственно времени образования зачатков цветков следует выбирать сроки внесения удобрений. Весенним внесением удобрений, в первую очередь, стимулируется вегетативный рост, обеспечивающий образование достаточной ассимиляционной листовой поверхности. Летом удобрение следует давать с таким расчетом, чтобы растения могли усвоить его за 30—35 дней до на-

чала процесса образования зачатков цветков; в более поздний срок удобрения не увеличивают количества зачатков цветков.

2. Крыжовник требует высоких доз удобрений. В молодом насаждении можно рекомендовать нормы удобрений второго варианта, а в плодоносящем насаждении — третьего варианта наших опытов.

3. В целях повышения урожая крыжовника следует обращать большое внимание на вопросы опыления, так как у большинства сортов перекрестное опыление повышает урожай и улучшает его качество. Исходя из этого, более крупные насаждения крыжовника следует закладывать из 2—3 сортов.

ЛИТЕРАТУРА

- Витковский В. Л. Строение и жизненный цикл ростовых и смешанных почек крыжовника в связи с урожайностью. Автор. канд. диссерт., Л., 1954.
- Коломиец И. А. Об условиях образования репродуктивных органов, 1954.
- Коломиец И. А. Биологические основы преодоления периодичности плодоношения яблони. Агробиология, № 2, 1959.
- Низеньков Н. Зависимость урожая фруктов (яблони и груши) в Крыму от метеорологических условий. Симферополь, 1915.
- Ро Л. М. К вопросу о закладке цветочных почек. Вестник плод., виногр. и огородн., № 10, 1925.
- Ро Л. М. Закладка цветочных почек и их развитие у плодовых деревьев. Тр. Млеевской садово-огор. станции, вып. 13, Киев, 1929.
- Ро Л. М. Об условиях образования репродуктивных органов яблони. Агробиология, № 2, 1948.
- Kukk E. Üunapuu õiealgete tekkimine ja diferentseerumine Eesti NSV kliimatingimustes. Autoref. põll. kand., Tallinn, 1956.

О СРАСТАЕМОСТИ И СОВМЕСТИМОСТИ ПОДВОЯ И ПРИВОЯ У ЯБЛОНИ

К. Сыгел

Естонский научно-исследовательский институт земледелия и мелиорации

При подборе для сортов плодовых деревьев подходящих подвоев большое внимание обращается на взаимную анатомическую и физиологическую совместимость подвоя и привоя. Под взаимной анатомической совместимостью подвоя и привоя подразумевается полная срастаемость соответствующих тканей прививочных компонентов, в результате чего образуется прочное анатомическое соединение подвоя с привоем. Физиологическая совместимость прививочных компонентов проявляется в одинаковой активности физиологических процессов и во взаимной

соответствии питательных солей и пластических веществ. Взаимная совместимость прививочных компонентов является предпосылкой формирования жизнеспособного, урожайного и устойчивого плодового дерева.

При выяснении взаимной совместимости подвоев и привоев у яблони на Экспериментальной базе Полли Научно-исследовательского института земледелия и мелиорации начиная с 1960 г. изучаются закономерности процесса срастания прививочных компонентов и изменения, происходящие в физиолого-биохимических показателях тканей и клеток во время процесса срастания. Опыт был заложен с двумя в Эстонской ССР наиболее распространенными подвоями 'Анис' и 'Китайка Саннинская', на которые прививались 4 культурных сорта: 'Лифляндское луковичное', 'Осеннее полосатое', 'Лифляндский золотой ренет' и 'Антоновка'. Для изучения процесса срастания изготавливались поперечные срезы через место прививки и в клетках цитохимическим методом определялся окислительно-восстановительный режим, активность ферментов и интенсивность превращения крахмала и сахара.

Успешность срастания прививочных компонентов зависит как от внешних, так и от внутренних факторов. Из внешних факторов важное значение имеют метеорологические условия (осадки, температура воздуха). Погода в августе и сентябре 1960 и 1961 гг. была достаточно благоприятная для процессов срастания (осадков выпало в среднем 36,7 и 67,5 мм, средняя температура воздуха была 12,4°), вследствие чего процесс срастания совершался быстро и закончился в начале октября. Процент срастания в зависимости от сорта был в пределах 62,5—92,0%. 1962 год в этом отношении оказался особенно неблагоприятным, так как в период прививки и последующего срастания непрерывно шли дожди, дули сильные ветры и средняя температура воздуха была относительно низкая (осадков в среднем за два месяца выпало 148,9 мм, средняя температура воздуха была 11,8°). Процент срастания оказался поэтому сравнительно низким, 22,7—63,0%. В августе 1963 г. осадков было достаточно, что наряду с высокой температурой воздуха (16,8°) благоприятствовало процессу срастания, который закончился в начале октября.

При прививке следует большое внимание обращать на качество проведения ее, особенно на быстроту и чистоту прививки.

При прохождении процесса срастания прививочных компонентов важную роль играют внутренние факторы, т. е. степень взаимной совместимости прививочных компонентов. При различных прививочных компонентах процесс срастания протекает неодинаково.

Привитый на 'Санинскую китайку' сорт 'Лифляндское луко-

вичное' срастается с подвоем медленно и часто неполностью. На 6—7 день после прививки начинается образование каллюса по краям срезов щитка глазка и подвоя. Образование каллюса идет более активно на стороне подвоя. Параллельно с развитием ткани каллюса расширяется также и изолирующий слой, состоящий из поврежденных при прививке и отмерших клеток. Процесс срастания заканчивается дифференциацией клеток каллюса, что при прививке 'Лифляндского луковичного' на 'Санинскую китайку' происходит в середине октября. К этому времени клет-

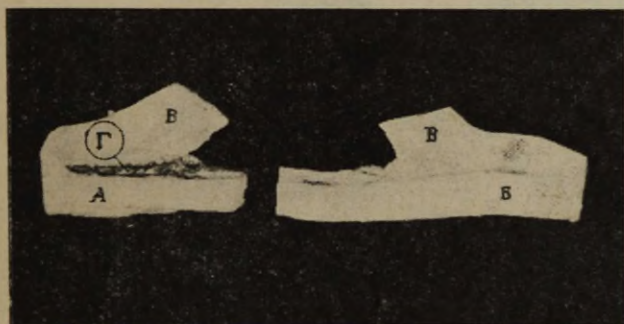


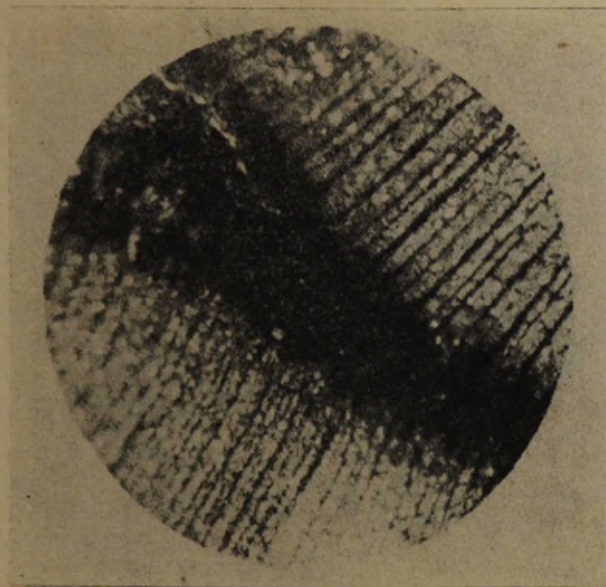
Рис. 1. Продольный разрез через место срастания привитых в 1961 году деревьев (фотоснимок 19 сент. 1963 г.).

А — подвой 'Санинская китайка'; Б — подвой 'Анис'; В — привой 'Лифляндское луковичное'; Г — изолирующий слой.

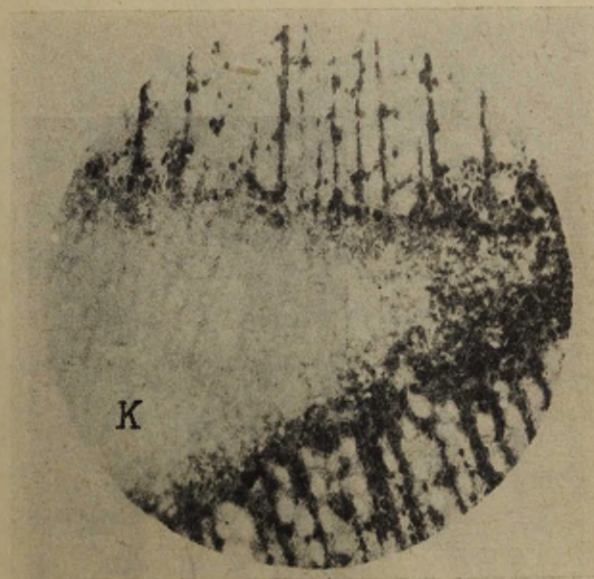
ки изолирующего слоя еще не распались, а сохраняются между тканями в зоне срастания, препятствуя полному соединению соответствующих тканей и задерживая обмен веществ между прививочными компонентами. Сохранение клеток изолирующего слоя в зоне места срастания указывает на плохую совместимость прививочных компонентов (рис. 1).

Аналогично идет процесс срастания и при прививке на 'Санинскую китайку' сорта 'Лифляндский золотой ренет'. Образуется широкий слой ткани каллюса, особенно на стороне подвоя, что обеспечивает достаточно удовлетворительное срастание прививочных компонентов.

Указанные сорта хорошо растут на подвое 'Анис'. Процесс срастания благодаря интенсивному делению клеток каллюса заканчивается уже в сентябре, ткань каллюса узкая, и мало расширяется также изолирующий слой, который почти полностью рассасывается уже осенью в год прививки.



а



б

Рис. 2. Поперечные срезы через места срастания прививочных компонентов
19 сент. 1963 г. (прививка 6 августа 1963 г.).

- а — 'Лифляндское луковичное' на подвое 'Анис'. Каллус и окружающие его клетки заполнены крахмалом;
б — 'Лифляндское луковичное' на подвое 'Санинская китайка'. Ткань каллуса широкая и содержит мало крахмала.

'Антоновка' хорошо растет на подвое 'Анис'. При прививке на 'Санинскую китайку', образование каллюса начинается на 4—5 день и идет интенсивнее на стороне привоя. Отдельные клетки изолирующего слоя в зоне места срастания сохраняются в течение нескольких лет.

'Осеннее полосатое' хорошо срастается как с 'Санинской китайкой', так и с 'Анисом'. Процесс срастания происходит сравнительно быстро и заканчивается в сентябре. Ткань каллюса узкая, слабо развивается изолирующий слой, распадаясь полностью к весне следующего года.

В процессе срастания прививочных компонентов важную роль играют происходящие в клетках места срастания физиолого-биохимические процессы. Вследствие интенсивного обмена веществ в молодых клетках каллюса накапливается много ферментов. Большое значение имеет фермент пероксидаза, которая производит окисление органических веществ с помощью перекисей, образующихся при дыхании. Многие ученые (А. С. Кружилин, 1960; И. В. Каймакан, 1959; Л. В. Колесник, 1956; Г. П. Михайлова, 1957 и др.) в своих работах отмечают увеличение активности пероксидазы в клетках места срастания. На основании данных наших опытов активизацию деятельности фермента пероксидазы можно отметить в период интенсивного размножения клеток каллюса (10—15 дней после прививки), особенно при срастании привитых сортов на подвое 'Анис'. Кроме пероксидазы, в окружающих каллюс клетках, а позднее и в каллюсе, накапливаются и другие биологически активные вещества, например, аскорбиновая кислота, соединения с сульфгидрильной группой, полифенолы и т. д. Для характеристики деятельности ферментов в клетках ткани каллюса проводилось определение окислительно-восстановительного режима. В период интенсивного размножения в клетках каллюса сильно преобладают восстановительные процессы. В конце процесса срастания при прививке на 'Анис' или весной следующего года при прививке на 'Санинскую китайку' в клетках каллюса преобладают окислительные процессы. Часто в одной группе клеток каллюса преобладают восстановительные, в другой — окислительные процессы, что указывает на неоднородность этой ткани.

Из углеводов крахмал и сахар являются главным субстратом дыхания и служат источником биосинтеза других веществ. В начале процесса срастания вблизи места среза в клетках древесинной паренхимы и сердцевинных лучей накапливается крахмал и сахар, которые используются в качестве питательных веществ при формировании новых клеток. По окончании процесса срастания начинается отложение углеводов в запас. В случае хорошего срастания и наличии благоприятных внешних условий в клетках каллюса и окружающих его тканей накапливается достаточно крахмала (у всех сортов, привитых на подвой 'Анис',

и у 'Осеннего полосатого' на подвое 'Саннинская китайка'). В случае плохого срастания часто наблюдается недостаточное и неравномерное накапливание запасных веществ в клетках места срастания, что вызывает в суровые зимы гибель привитых деревьев, как это наблюдается, например, у 'Лифляндского луковичного' и 'Лифляндского золотого ренета' на подвое 'Саннинская китайка' (рис. 2).

Удовлетворительное или хорошее срастание прививочных компонентов не всегда обеспечивает нормальный рост и развитие деревьев в последующие годы. Физиологическая несовме-



а



б

Рис. 3. Развитие окулянтов в питомнике (6 июня 1962 г.). а — 'Лифляндское луковичное' на подвое 'Саннинская китайка'; б — 'Лифляндское луковичное' на подвое 'Анис'.

стимость подвоя и привоя может обнаруживаться только после нескольких лет совместного роста, причем причиной этого могут быть многие факторы, например, несоответствие ритма развития прививочных компонентов, непригодность продуктов обмена веществ, различная активность биологических процессов и т. д.

Из наблюдений за развитием сросшегося с подвоем привитого глазка весной следующего года выяснилось, что из сортов, привитых на 'Саннинскую китайку', раньше всех трогаются в рост 'Осеннее полосатое'. Начало роста глазка 'Лифляндского луковичного' запаздывает на 5—6 дней. При прививке на 'Анис' развитие глазков 'Лифляндского луковичного' и 'Осеннего полосатого' идет одновременно (рис. 3). Довольно поздно развиваются глазки 'Антоновки' и 'Лифляндского золотого ренета' при прививке на 'Саннинскую китайку', что показывает на за-

держку развития привитого глазка при использовании неподходящего для сорта подвоя. Сильнорослое 'Лифляндское луковичное' иногда хорошо растет и на подвое 'Саннинская китайка', особенно в первые годы после прививки. Рост 'Лифляндского золотого ренета' и 'Антоновки' на указанном подвое удовлетворительный или хороший. Привитый на 'Саннинскую китайку' сорт



Рис. 4. 'Лифляндский золотой ренет' на 'Саннинской китайке'. Вследствие плохой совместимости прививочных компонентов дерево хиреет.



Рис. 5. 'Лифляндский золотой ренет' на 'Саннинской китайке'. Двухлетнее деревцо цветет и плодоносит.

'Лифляндский золотой ренет' часто уже на 2—3 году дает цветочные почки и плодоносит, что является одним из признаков плохой совместимости. При плохом срастании приток питательных веществ в подвой задерживается; обилие углеводов в привое и служит причиной раннего плодоношения (рис. 4 и 5). Корневая система страдает от недостатка углеводов, что может стать причиной гибели дерева. Признаком плохой совместимости является также преждевременное пожелтение и опадение листьев у привитого дерева, что также наблюдается при прививке 'Лифляндского золотого ренета' на 'Саннинскую китайку'.

Из физиологических процессов у привитых деревьев изучали интенсивность дыхания листьев и активность фермента каталазы. И. В. Каймакан (1959) считает одним из показателей

физиологической совместимости активность каталазы. Изучая совместимость груши с айвой, он пришел к выводу, что при хорошей совместимости прививочных компонентов активность каталазы у них одинакова. При определении перед прививкой в листьях прививочных компонентов активности каталазы выяснилось, что активность каталазы в листьях 'Лифляндского луковичного' и 'Осеннего полосатого' выше, чем в листьях 'Лифляндского золотого ренета' и подвоев. В листьях однолетнего окулянта активность каталазы в течение вегетационного периода изменяется, достигая первого максимума весной и второго — осенью перед опадением листьев. Интересно отметить, что в листьях 'Санинской китайки' и в листьях привитых на нее 'Лифляндского золотого ренета', 'Лифляндского луковичного' и 'Антоновки' активности каталазы не совпадают, что, вероятно, является одной из причин плохой совместимости указанных сортов с подвоем 'Санинская китайка'.

При определении интенсивности дыхания листьев оказалось, что у сортов, росших на подвое 'Анис', интенсивность дыхания ниже, чем у этих же сортов, растущих на подвое 'Санинская китайка'. Заметной связи между интенсивностью дыхания и активностью каталазы не обнаружено. В листьях 'Лифляндского золотого ренета', 'Антоновки' и 'Осеннего полосатого' на подсе 'Санинская китайка' и 'Анис' максимумы интенсивности дыхания и активности каталазы во время вегетационного периода совпадают.

При изучении обмена веществ между подвоем и привоем в последние годы с успехом пользуются радиоактивными изотопами (Н. М. Сисакян и В. Я. Воронкова, 1950; В. А. Тырина, 1958 и др.). Так, В. А. Тырина считает количество радиоактивного фосфора в листьях одним из показателей взаимной совместимости подвоя и привоя. В результате своих опытов она приходит к заключению, что чем лучше подвой соответствует привою, тем больше радиоактивного фосфора при корневой подкормке передвигается в листья привоя.

В наших опытах при определении количества радиоактивного фосфора в различных частях подопытных деревьев (радиоактивный фосфор давали в почву в виде раствора $\text{KH}_2\text{P}^{32}\text{O}_4$) выяснилось, что больше всего фосфора обнаруживается в молодых листьях, затем следуют старые листья, клетки флоэмы побега и меньше всего в ксилеме (табл. 1). В случае хорошего срастания содержание радиоактивного фосфора почти одинаково во флоэме подвоя и привоя, а также в месте срастания прививочных компонентов. При плохом срастании прививочных компонентов передвижение фосфора из корней в привой задерживается и его накапливается больше в клетках паренхимы коры и в листьях подвоя. Особенно заметно это проявляется в случае прививки 'Лифляндского золотого ренета' и 'Антоновки' на под-

Таблица 1

Содержание радиоактивного фосфора в привитых яблонях
(в имп./мин. на 1 г сухого веса)

Наименование прививочных компонентов	В листьях		В побегах		Степень срастания
	привой	подвой	привой	подвой	
'Лифляндское луковичное' на 'Санинской китайке'	2756	1310	338	220	хорошее срастание
'Осеннее полосатое' на 'Санинской китайке'	1410	1310	538	514	хорошее срастание
'Лифляндский золотой ренет' на 'Санинской китайке'	1280	1274	320	400	удовлетворительное срастание
'Антоновка' на 'Санинской китайке'	560	1180	238	424	плохое срастание
'Лифляндское луковичное' на 'Анисе'	1300	856	312	352	хорошее срастание
'Осеннее полосатое' на 'Анисе'	540	518	298	264	хорошее срастание
'Лифляндский золотой ренет' на 'Анисе'	758	1110	324	280	плохое срастание
'Антоновка' на 'Анисе'	1536	1110	232	220	хорошее срастание

вой 'Санинская китайка'. Важную роль здесь играют анатомические особенности срастания прививочных компонентов.

На основании предварительных результатов опытов по изучению процесса срастания различных прививочных компонентов и физиолого-биохимических изменений в клетках места срастания можно сказать, что в клетках места срастания 'Аниса' и привитых на него сортов в достаточном количестве накапливаются с высокой физиологической активностью вещества, содействующие быстрому срастанию прививочных компонентов и своевременному накоплению запасных веществ в клетках калюса. Интенсивная жизнедеятельность в клетках места срастания и интенсивное накопление радиоактивного фосфора в привое являются одними из показателей хорошего срастания и взаимной совместимости привитых сортов.

На 'Санинскую китайку' с успехом можно прививать только 'Осеннее полосатое', 'Лифляндское луковичное', 'Лифляндский золотой ренет' и до некоторой степени 'Антоновка' с подвоем 'Санинская китайка' плохо совместимы.

ЛИТЕРАТУРА

- Каймакан И. В. О диагностике срастания айвы с грушей при прививках. Труды объединенной научной сессии, т. 1. 1959.
- Колесник Л. В. Анатомия и физиология срастания прививок винограда. Тр. Кишиневского СХИ, т. X, 1956.
- Кружилли А. С. Взаимовлияние привоя и подвоя растений, М., 1960.
- Михайлова Г. П. Состояние протоплазмы и обмен веществ в месте срастания. Физиология растений, № 3, 1957.
- Сисакян Н. М., Воронкова В. Я. Обмен радиоактивного фосфора между привоем и подвоем гибридного растения. Доклады Академии Наук СССР, т. LXX, № 2, 1950.
- Тырина В. А. К методике определения совместимости привоев и подвоев. Физиология растений. Агрохимия. Почвоведение. М., 1958.

О ДИНАМИКЕ СОДЕРЖАНИЯ ПОЛИФЕНОЛОВ В ЛИСТЯХ ЯБЛОНИ НА РАЗЛИЧНЫХ ПОДВОЯХ

Х. Мооритс

Тартуский госуниверситет

Из литературных данных известно, что относящиеся к полифенольным соединениям фенилпропаноиды участвуют в биосинтезе лигнина (Sarkanen, 1963). При несовместимости прививочных компонентов у плодовых культур в середине лета на месте прививки процесс лигнификации нарушается, тогда как весной он протекает нормально (Herrero, 1951). Неиспользованные для одревеснения клеточных стенок фенольные соединения накапливаются летом в тканях привоя, вследствие чего образуются темноокрашенные участки отмерших клеток (Buchloh, 1960, 1962). При слабо выраженной несовместимости прививочных компонентов рост деревьев замедляется, но вступление их в пору плодоношения ускоряется (Mosse, Herrero, 1951). Маргна (1963) указывает, что сравнительно высокое содержание полифенолов в листьях слив наблюдалось у деревьев с замедленным ростом.

Учитывая приведенные данные, представляло интерес проследить динамику содержания полифенолов в листьях деревьев яблони, растущих на разных подвоях.

На основании исследований Курсанова и сотрудников (1947), полифенолы принято делить на две фракции: 1) водорастворимая и 2) окисленная (связанная с протеином).

Водорастворимая фракция полифенолов нами определялась методом Левентя в модификации Курсанова (1941), а связанная фракция — методом Бокучава и Попова (1946).

Исследования проводились в течение 1962 и 1963 годов. Для анализов листья собирались с деревьев яблони, растущих в саду Морнаского отделения Экспериментальной базы Полли Эстон-

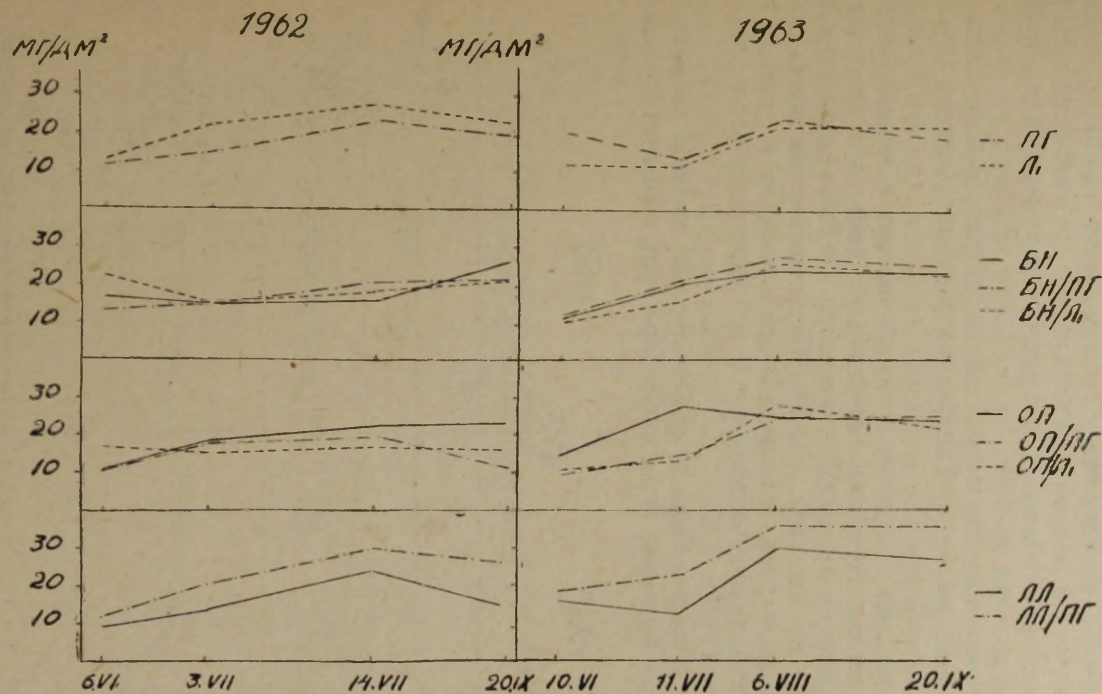


Рис. 1. Содержание свободных полифенольных соединений в листьях яблони.

ского научно-исследовательского института земледелия и мелиорации. Опытный плодовый сад для испытания подвоев здесь был заложен в 1951—1953 гг. научным сотрудником Я. Пальком. В качестве подопытных сортов яблони были выбраны: летний сорт 'Белый налив' (БН), осенний сорт 'Осеннее полосатое' (ОП) и зимний сорт 'Лифляндское луковичное' (ЛЛ), привитые на полукультурный подвой 'Пыллуняэское грушевидное' (ПГ) и на сеянец сибирки 'Ланге 1' (Л₁). Контролем служили корнесобственные деревья.

Биохимические анализы производились на кафедре физиологии и биохимии растений Тартуского государственного университета.

Из результатов анализов выяснилось, что в начале вегетационного периода, во время интенсивного роста побегов, содержание фракции свободных полифенолов в листьях яблони было сравнительно низкое (рис. 1 и 2). После окончания роста побегов, в июле и августе, содержание полифенолов в листьях повышается. Эти данные совпадают с результатами исследований Поплавского (1956).

В листьях подвоя Л₁ и деревьев 'Белого налива' на всех использованных в опытах подвоях содержание свободных полифе-

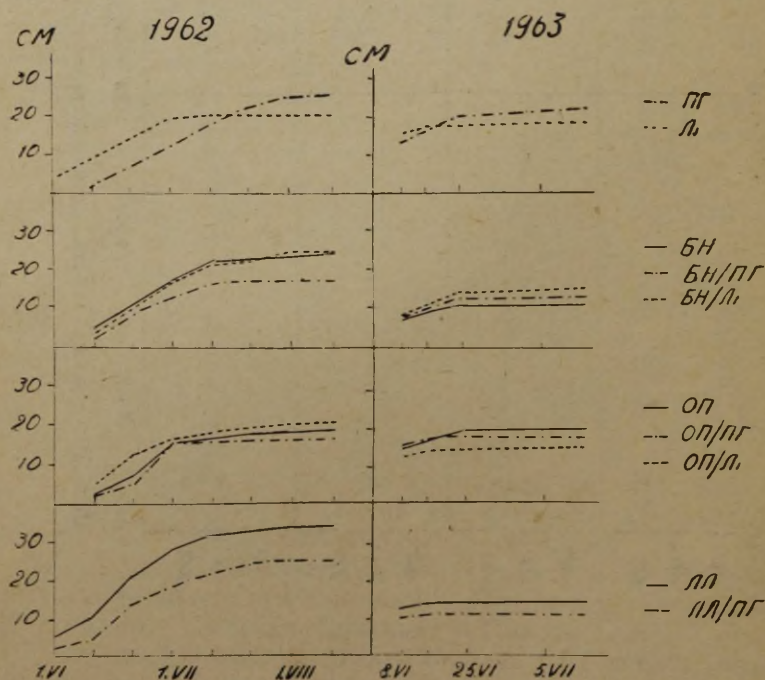


Рис. 2. Рост в длину побегов яблони.

нолов было высоким также в сентябре, тогда как у подвоя ПГ и у деревьев сортов ОП и ЛЛ оно снижалось. Снижение содержания полифенолов в конце вегетационного периода наблюдал также Курсанов (1952). Следует отметить, что у деревьев сортов ОП и ЛЛ нередко наблюдается в сентябре вторичный рост побегов, тогда как у деревьев БН рост побегов осенью не возобновляется.

В листьях опытных деревьев в отдельных вариантах опыта динамика содержания свободных полифенолов оказалась сходной с таковой у корнесобственных деревьев и, следовательно, влияния подвоя не обнаруживалось. В варианте ЛЛ/ПГ содержание свободных полифенолов было значительно выше, чем у корнесобственных деревьев, что, по-видимому, следует объяснить различиями в темпе ростовых процессов. Рост побегов у деревьев варианта ЛЛ/ПГ в 1962 и 1963 году совершался слабее, чем у корнесобственных деревьев (рис. 2).

При прослеживании динамики содержания связанных полифенолов в листьях яблони в течение вегетационного периода (табл. 1) отчетливо выявляется их накопление в период остановки роста побегов. В конце вегетационного периода содержание связанных полифенолов снижается у деревьев всех вариантов опыта.

Таблица 1

Содержание связанных полифенолов в листьях яблони
(в мг на дм^2 поверхности листьев)

Варианты	5—12/VI		2—11/VII		6—18/VIII		19—21/IX	
	1962	1963	1962	1963	1962	1963	1962	1963
ПГ	7,2	10,3	7,9	13,4	15,3	14,3	10,4	7,8
Л ₁	5,9	7,7	20,5	5,3	19,8	6,8	11,8	10,0
БН	6,5	6,4	6,7	17,2	7,9	10,7	10,9	8,7
БН/ПГ	7,7	5,8	10,3	18,6	12,1	4,5	9,7	9,3
БН/Л ₁	9,2	9,4	8,5	13,7	20,1	6,3	16,8	7,6
ОП	4,3	5,6	7,5	6,5	9,6	18,6	9,9	10,3
ОП/ПГ	2,4	4,9	10,0	4,4	10,3	20,2	7,8	9,4
ОП/Л ₁	2,6	4,9	14,0	10,0	8,6	8,7	6,5	7,3
ЛЛ	3,9	6,8	10,0	8,6	10,3	8,9	11,2	6,7
ЛЛ/ПГ	4,4	6,3	12,2	10,6	10,1	11,8	11,4	10,8

Следовательно, высокое содержание свободных и связанных полифенолов увеличилось параллельно с торможением ростовых процессов. Сходную динамику содержания полифенольных соединений в побегах яблони обнаружил также Сарапуу (1964). Однако до настоящего времени остается невыясненным, являет-

ся ли высокое содержание полифенолов причиной остановки роста или следствием ее.

По данным Вуда (1960), окисленные полифенолы ингибируют активность фермента полигалактуроназы. Известно, что этот фермент катализирует гидролиз связей между остатками галактуроновой кислоты в пектине. В результате гидролиза образующиеся короткие цепочки кислот используются для роста клеточных стенок. Эти данные говорят в пользу того взгляда, что высокое содержание полифенольных веществ может быть причиной остановки роста.

Однако, с другой стороны, известно, что при синтезе полифенольных веществ играют важную роль фенилпропановые части аминокислот, например, фенилаланина и тирозина (Friedrich, 1958).

Виртанен и Оланд (1954) наблюдали, что при недостатке азота приостанавливался рост молодых яблонь и происходило накопление полифенолов. Согласно полученным венгерскими учеными новым данным (Udvardy, Horvath, 1964), повышение содержания полифенольных веществ в листьях растений вызывается ослаблением деятельности корней в отношении снабжения надземной части азотом. При этом увеличивается роль пентозофосфатного цикла в процессе дыхания. Известно, что метаболиты пентозофосфатного цикла являются исходными веществами для синтеза ароматических соединений (Neish, 1960). Приведенные данные указывают на то, что повышенное содержание полифенолов, наблюдаемое при остановке роста, может быть обусловлено недостатком азота.

Необходимо также иметь в виду, что данные суммарного определения полифенолов не могут дать окончательного ответа на поставленный вопрос. На основании данных наших определений можно только констатировать, что при торможении роста побегов содержание полифенольных веществ в листьях деревьев яблонь увеличивается.

Из приведенных в табл. 1 данных видно, что амплитуда колебания уровня содержания связанных полифенольных веществ в течение вегетационного периода у различных по скороспелости сортов яблони оказывается неодинаковой. У зимнего сорта ЛЛ (корнесобственное дерево) она в 1962 году была 7,3 мг/дм², а в 1963 году — 2,2 мг/дм² поверхности листьев. У скороспелого сорта Л₁ амплитуда колебания была значительно больше, чем у предыдущего сорта. В 1962 году она составляла 14,6 мг/дм², в 1963 году — 4,7 мг/дм². Промежуточное место по указанному показателю занимает осенний сорт яблони ОП.

Не исключена возможность, что причина упомянутых различий заключается в различной активности ферментов у скороспелых и поздних сортов. Соответствующими исследованиями вы-

яснено, что активность катехолоксидазы, принимающей участие в реакциях окисления и конденсации полифенольных веществ, зависит в значительной степени от числа и расположения гидроксильных групп в фенольном кольце (Ammon, Dirschel, 1959).

В том случае, если прививочные компоненты значительно различались по амплитуде колебания уровня содержания полифенольных соединений, они оказались несовместимыми. Все саженцы яблони в варианте ЛЛ/Л₁ погибли уже в питомнике, тогда как сорт ОП оказался хорошо совместимым с большинством подвоев. Можно предполагать, что полифенольные вещества скороспелых и позднеспелых сортов яблони имеют структурные различия. Из литературных данных известно, что несвойственные данному прививочному компоненту полифенольные соединения не проходят через место прививки. Каждый прививочный компонент сохраняет свойственную для него структуру полифенолов (Williams, 1953, 1955; Friedrich, 1958a). Нормальное протекание процесса одревеснения клеток при плохой совместимости компонентов прививки в начале вегетации (Herrero, 1951) представляется возможным, по-видимому, из-за сравнительно низкого содержания полифенольных соединений во время интенсивного роста побегов. В месте прививки, очевидно, может происходить переработка полифенольных соединений в приемлемую форму для прививочных компонентов. Вследствие обильного накопления этих веществ в середине лета происходит отмирание клеток в месте прививки.

На основании вышеизложенного можно сделать следующие выводы:

1. Максимальное содержание полифенольных соединений в листьях яблони обнаруживается в середине лета.
2. Содержание полифенолов в листьях деревьев яблони, отличающихся замедленным ростом побегов, оказывается выше, чем у деревьев с интенсивным ростом побегов.
3. Содержание связанных полифенолов в листьях скороспелых сортов яблони в течение вегетационного периода возрастает интенсивнее, чем у поздних сортов.

ЛИТЕРАТУРА

- Бокучава М. А. и Попов В. Р. Количественное определение нерастворимого в воде танина. Биохимия чайного производства, 5, 1946.
- Маргина У. В. Влияние различных подвоев на комплекс полифенольных соединений в привое сливы. Автореф. канд. диссертации, Таллин, 1963.
- Курсанов А. Л. Определение различных форм дубильных веществ в растениях. Биохимия, 6, 3, 1941.
- Курсанов А. Л., Джемухадзе Х. М. и Запрометов М. Н. Конденсация катехинов чайного листа при окислении. Биохимия, 12, 421, 1947.
- Курсанов А. Л. Синтез и превращения дубильных веществ в чайном растении. Изв. АН СССР, 1952.

- Поплавский К. М. Динамика дубильных веществ в годичном цикле развития яблони. Тр. Плодо-овощного ин-та им. И. В. Мичурина, 9, 1956.
- Сарапуу Л. Флоридзин в качестве β -ингибитора и сезонная динамика продуктов его метаболизма в побегах яблони. Физ. раст., 11, 4, 1964.
- Ammon R. and Dirschel W. Fermente, Hormone, Vitamine. I. Stuttgart, 1959.
- Buchloh G. The lignification in stock-scion junctions and its relation to compatibility. In: Phenolics in plant health and disease, 1960.
- Buchloh G. Verwachsung und Verwachsungsstörungen als Ausdruck des Affinitätsgrades bei Propfungen von Birnenvarietäten auf *Cydonis oblonga*. Beiträge zur Biologie der Pflanzen, 37, 2, 1962.
- Friedrich H. Untersuchungen über die phenolischen Inhaltsstoffe von *Pyrus communis* L. 3. Mitteilung. Der Einfluß von Propfungen auf den Arbutingehalt der Blätter von Reis und Unterlage. Pharmazie, 13, 1, 1958.
- Friedrich H. Die Biosynthese aromatischen Pflanzenstoffe. Pharmazie, 13, 6, 1958a.
- Herrero J. Studies of compatible and incompatible graft combinations with special reference to hardy fruit trees. J. Hort. Sci., 26, 3, 1951.
- Mosse B. and Herrero J. Studies on incompatibility between some pear and quince grafts. J. Hort. Sci., 26, 3, 1951.
- Neish A. C. Biosynthetic pathways of aromatic compounds. Annual Rev. Plant. Physiol., 11, 1960.
- Sarkanen K. V. Wood lignin. In: The chemistry of wood, 1963.
- Udvardy J. and Horvath M. Role of the root system in the regulation of oxidative metabolism in barley leaves. Acta Biol. Hung., 15, 1, 1964.
- Virtanen A. J. and Oland K. On the formation of phloridsin in normal and low nitrogen apple maidens. Acta Chem. Scand., 8, 1954.
- Williams A. H. The applications of chromatographic methods to the study of the biochemistry and nutrition of plants. Science and Fruit, 1953.
- Williams A. H. Phenolic substances of pear and apple hybrids, Nature, 175, 4448, 213, 1955.
- Wood R. K. S. Pectic and cellulytic enzymes in plant disease. Annual Rev. of Plant Physiol. 11, 1960.

РОЛЬ ПЫЛЬЦЫ В ДОМИНИРОВАНИИ ОТЦОВСКОЙ НАСЛЕДСТВЕННОСТИ У ГИБРИДНЫХ СЕЯНЦЕВ ЯБЛОНИ

Е. А. Таранова

Институт биологии АН Латвийской ССР

Несмотря на большую актуальность, проблема доминирования отцовской наследственности в гибридном потомстве еще недостаточно разрешена.

Многие исследования, доказывающие возможность управления доминированием отцовских признаков в потомстве, связаны с опылением и оплодотворением растений пыльцой различного количества, возраста и различных пыльцесмесей (Тер-Аванесян, 1957; Айзенштат, 1954; Турбин, 1954). Работ по изучению роли биологического качества пыльцы в формировании и проявлении отцовской наследственности в гибридном потомстве еще очень мало.

Поэтому нами была поставлена задача изучить характер наследования отцовских признаков у межсортовых гибридных сеянцев яблони в зависимости от биологических особенностей пыльцы, сортов-производителей и влияния внешних условий.

Для выполнения поставленной задачи в 1948—1951 гг. было проведено взаимное перекрестное опыление между 11 сортами яблони ('Акери', 'Антоновка шестисотграммовая', 'Белый налив', 'Борсдорфское луковичное', 'Земляничное Ничнера', 'Осеннее полосатое', 'Сеянец Требу', 'Сигне Тилиш', 'Пепин литовский', 'Пепин шафранный', 'Уэльси'), от которых было получено более 23 000 гибридных сеянцев (121 комбинация скрещивания). У сеянцев изучены характер наследования морфологических признаков вегетативных органов, степень зимостойкости, иммунности к вредителям и болезням. У позже отобранных 1206 наиболее перспективных растений изучены скороплодность, скороспелость, урожайность, качество плодов и др. (Таранова, 1957, 1958, 1959).

В этом кратком сообщении мы ограничимся изложением данных по доминированию отцовских признаков только у 247 рецессивных гибридных сеянцев (12 комбинаций) 4-х сортов: 'Белого налива', 'Борсдорфского-Луковичного', 'Земляничного Ничнера' и 'Уэльси'. Эти сорта резко отличаются между собой по многим морфологическим признакам и биологическим особенностям. Исследованиям подвергались деревья сортов-производителей в возрасте от 20 до 30 лет на подвоях сидровых яблонь, гибридные сеянцы корнесобственные и привитые на подвой Хислоп и Парадизку IX в возрасте от 1 года до 15 лет, выращенные от подзимнего посева нестратифицированных семян урожая 1949 года. Родительские формы растут в тех же условиях, что и гибридные сеянцы. Перекрестное опыление и изучение гибридных сеянцев проводилось по методике, разработанной Научно-исследовательским институтом садоводства им. И. В. Мичурина. Перед опылением изучалась морфология, физиология и другие биологические особенности пыльцы. Нами установлено, что у яблони форма и размер пыльцевых зерен изменяются в зависимости от биологических особенностей вида и сорта (Таранова, 1960), степени гетерозиготности, зимостойкости, скороспелости плодов, срока заложения плодовых почек, от местоположения цветка в соцветии и влияния температурного режима в период цветения пыльцы.

Наиболее однородная по форме, размеру, содержанию биохимических веществ и жизнеспособности пыльца формируется в пыльниках верхних, терминальных, раньше других раскрывающихся цветков в соцветии. В последующих цветках, расположенных в этом же соцветии, однородность пыльцы несколько изменяется. Данные по биологии пыльцы различных цветков в соцветии подготовлены к публикации в «Известиях АН Латв. ССР».

В сортовом разрезе, более однородную пыльцу формируют сорта генетически менее гетерозиготные, более зимостойкие, с зимним и позднезимним сроком потребления плодов и более поздно закладывающие цветочные почки. Среди изучавшихся нами сортов такими оказались: 'Борсдорфское', 'Уэльси', 'Пепин шафранный', 'Антоновка обыкновенная' и др. (рис. 1).

Экологически приспособленный к условиям Прибалтики скороспелый сорт 'Белый налив' формирует однородную пыльцу только в годы с наиболее благоприятным температурным режи-

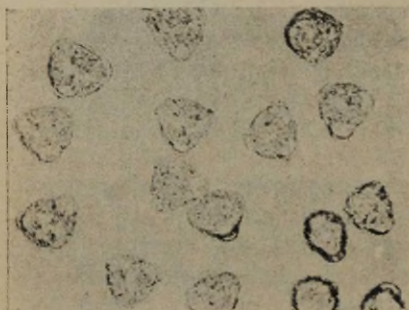


Рис. 1. Пыльца яблони сорта 'Борсдорфское луковичное'. Микрофото. Ок. 7 \times ; об. 20 \times .

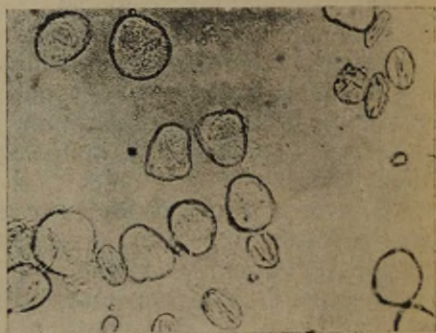


Рис. 2. Пыльца яблони сорта 'Земляничное Ничнера'. Микрофото. Ок. 7 \times ; об. 20 \times .

мом для мейозиса пыльцы. Во время наших исследований такими в условиях Латвийской ССР были 1949 и 1963 годы.

Сорта 'Земляничное Ничнера', 'Осеннее полосатое' и др. формируют морфологически менее однородную пыльцу (рис. 2). Наряду с нормально развитыми по форме и размеру (30—46 μ) пыльцевыми зернами образуются более крупные (48—52 μ) с большими ядрами и мелкие (15—20 μ) безъядерные пыльцевые зерна. Крупные и мелкие пыльцевые зерна нежизнеспособны, они не прорастают в искусственной среде, хотя крупные пыльцевые зерна дают положительную реакцию на содержание пероксидазы, которая является одним из показателей жизнеспособности и оплодотворяющей способности пыльцы (рис. 3). Причины появления неоднородной пыльцы обусловлены нарушением процесса мейозиса пыльцы. Это явление, присущее в основном триплоидным сортам, нередко встречается и у диплоидных сортов. В связи с нарушением мейоза, отставанием отдельных хромосом, в тетрадах вместо 3—4 нормально развитых клеток пыльцы образуются пентады и гексады различной формы и размера (Кобель, 1957; Абросова, 1962).

Литературные и наши экспериментальные данные показывают, что это явление связано с воздействием внешних факторов, причем главным из них является резко изменяющийся температурный режим в позднелетний и ранневесенний период,



Рис. 3. Биологические особенности пыльцы у сортов-опылителей.

иногда совпадающий с периодом мейоза пыльцы (Николаева, 1962, Амбросова, 1962 и др.).

Морфологически неоднородная пыльца отличается от морфологически однородной по содержанию веществ и жизнеспособности (табл. 1).

Данные табл. 1 показывают, что морфологически более однородная пыльца сортов 'Борсдорфское' и 'Уэльси' имеет повы-

Таблица 1
Биологические показатели пыльцы яблони (в %)

Пыльца сортов-опылителей	Морфологическая однородность	Прорастание в искусствен. среде	Реакция на пероксидазу	Реакция на крахмал	Реакция на жир	Растворимые сахара	Растворимые аминокислоты
Земляничное							
Ничнера	70,8±7,0	65,3±7,8	80,5	85,4	60,0	11,50	1,50
Белый налив	86,3±10,5	74,0±16,0	92,3	92,3	70,0	17,00	1,75
Борсдорфское	95,8±5,5	91,8±6,5	92,2	98,0	80,0	17,00	2,60
Уэльси	92,5±2,0	84,3±5,5	92,0	94,0	80,0	16,75	2,50

Таблица 2.

Наследование родительских признаков у гибридных сеянцев яблони (в %)

Сорта-опылители	Число расте-ний	Морфологические признаки						Скороплодность			Зимостойкость			Иммунность к парше		
		деревя			плода			М	О	П	М	О	П	М	О	П
		М*	О*	П*	М	О	П									
Земляничное Ничнера	63	62,2	9,0	29,5	58,8	18,0	23,2	55,6	11,0	33,4	72,2	10,0	17,8	52,4	10,0	37,6
Белый налив	55	67,3	15,4	17,3	58,2	23,0	18,8	55,5	40,0	9,5	40,1	42,1	17,8	49,1	29,7	21,2
Борсдорф-ское	64	40,6	42,2	17,3	31,3	48,4	18,8	40,6	42,2	17,2	28,3	56,0	15,7	42,2	50,0	18,8
Уэльси	65	44,6	41,4	14,0	31,0	52,3	16,7	38,5	49,8	11,7	33,9	52,7	13,4	27,7	53,9	18,4

* М — материнские;

О — отцовские;

П — промежуточные.

шенное содержание жира, углеводов, растворимых аминокислот, чем менее однородная пыльца сорта 'Земляничное Ничнера'. Эти различия не могут не оказывать влияния на процесс избирательного оплодотворения и формирования наследственных признаков отцовского типа у гибридных организмов.

Зная о наличии морфологической разнокачественности пыльцы, сформированной в различное время и в различных цветках, даже в пределах одного соцветия, нами пыльца для искусственного опыления и изучения ее биологических особенностей собиралась только из бутонов терминальных цветков соцветия накануне из раскрытия.

На готовое, свежее рыльце пыльца наносилась в обильном количестве — до полного насыщения рыльца.

Как показали наши подсчеты, при таком насыщении на лопасти одного рыльца размещается от 870 до 920 пыльцевых зерен или 4300—4600 пыльцевых зерен на пять рылец пестика одного цветка. С каждого рыльца, кроме вросших в ткань столбика пыльцевых трубок (число которых подсчитать не удалось), нами выделено от 52 до 98 проросших пыльцевых зерен с пыльцевыми трубками без содержимого и нарушенными концами. Эти данные могут служить показателем доли участия содержимого пыльцы сорта-опылителя в процессе избирательного оплодотворения и его влияния на процесс формирования зиготы и наследственные качества гибридного организма.

Согласно литературным данным, передача наследственных признаков потомству неразрывно связана с комплексом веществ, сконцентрированных в половых элементах родительских форм, и активностью физиологических процессов в ядре и цитоплазме объединяемых гамет. Опыление пылью с повышенной физиологической активностью мужских гамет обуславливает формирование в гибридном потомстве большого числа особей с признаками отцовского типа (Айзенштат, 1959).

Физиологическая активность биологически однородной пыльцы выше, чем биологически менее однородной. Кроме того, пыльцевыми трубками однородной пыльцы изливается в ткани столбика и завязи относительно больше веществ, чем трубками неоднородной пыльцы, учитывая, что последняя имеет больше дефективных непрорастающих пыльцевых зерен.

В связи с этим влияние отцовских форм с морфологически более однородной пылью на формирование их наследственных качеств в потомстве будет больше, чем влияние отцовских форм с морфологически менее однородной пылью (табл. 2).

Повышенной морфологически более однородной и физиологически более активной пылью сортов 'Борсдорфского' и 'Уэльси' (вместе с другими биологическими особенностями этих сортов) можно объяснить более высокую степень доминирования их признаков в гибридном потомстве. В потомстве отцовского сорта

'Земляничного Ничнера' (менее однородная и физиологически менее активная пыльца) преобладают растения с материнским и промежуточным типом наследственности.

Доминирование признаков отцовского типа в гибридных потомствах анализируемых нами сортов-опылителей наглядно представлено на рис. 4.

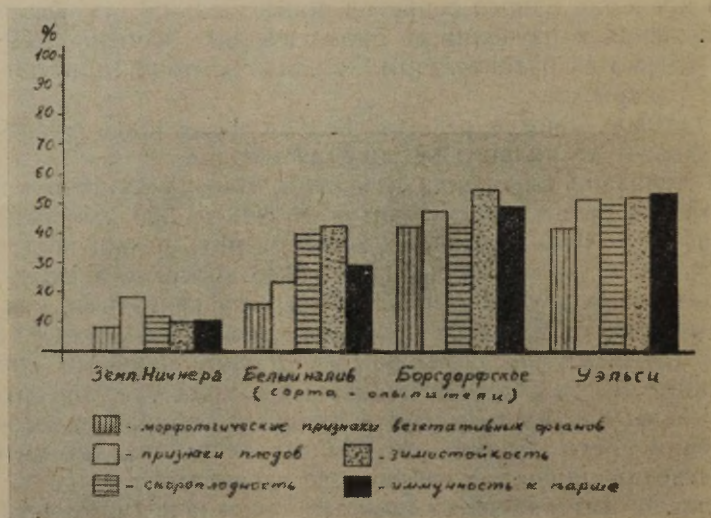


Рис. 4. Наследование признаков отцовского типа у гибридных яблонь.

Большее число растений с отцовским типом наследственности в межсортовом гибридном потомстве яблони можно также объяснить тем, что, во-первых, нанесенная на рыльце биологически однородная пыльца активнее участвует в оплодотворении и формировании отцовских признаков у развивающегося зародыша; во-вторых, она осуществляет менторальное воздействие на зиготу, которая, как известно, в начальный период своего развития очень чувствительна к воздействию внешней среды, и под влиянием которой направленно изменяет свои наследственные признаки в сторону сорта-опылителя. Влияние на молодую зиготу биологически менее однородной пыльцы, в связи с пониженной ее физиологической активностью, снижается, а поэтому снижается и число растений в потомстве с признаками отцовского типа.

Более константные формы, формирующие биологически однородную пыльцу даже в различные по метеорологическим условиям годы, в качестве сортов-опылителей дают сравнительно одинаковый эффект в получении потомства с их наследственными признаками.

Менее константные формы, степень однородности пыльцы которых изменяется в зависимости от изменения температурного режима, дают положительный эффект лишь в годы с более благоприятным температурным режимом.

Выводы

1. Пыльца исследованных нами сортов яблони имеет заметные различия по морфологическим и физиолого-биохимическим признакам, которые связаны с биологическими особенностями сорта и температурным режимом в период мейоза пыльцы.

Сорта более гетерозиготные, менее зимостойкие, а также сорта с летним сроком созревания плодов и ранним сроком заложения плодовых почек при воздействии изменяющегося температурного режима в зимний и ранневесенний период формируют биологически менее однородную пыльцу, чем сорта с противоположными биологическими свойствами.

2. Анализ собственного экспериментального материала, а также некоторых литературных данных показывает, что между степенью биологической однородности пыльцы и характером доминирования отцовского типа наследственности существует определенная взаимосвязь. Биологически однородная пыльца обеспечивает формирование большего числа растений в потомстве с признаками и свойствами сорта-опылителя. Биологически недостаточно однородная пыльца является одной из причин полного отсутствия или слабого проявления отцовских признаков у гибридов.

ЛИТЕРАТУРА

- Амбросова Г. А. Изучение опыления у новых сортов яблони в условиях БССР, 1962.
- Айзенштат Я. С. Влияние условий оплодотворения на наследственную передачу, 1954.
- Айзенштат Я. С. Влияние условий опыления на расщепление растительных гибридов. Наследственность и изменчивость растений, животных и микроорганизмов, 1959.
- Кобель Ф. Плодоводство на физиологической основе, 1957.
- Николаева З. В. Микроспорогенез у ясеней. Ботан. журнал, № 9, 1952.
- Таранова Е. Влияние сроков опыления на проявление родительских признаков у гибридных яблонь. Сборник статей Ин-та биологии АН ЛССР и Пурской опытной станции. «Плодоводство и овощеводство», 1957.
- Таранова Е. Наследование свойств зимостойкости у гибридных сеянцев яблонь. Изв. АН Латв. ССР, 1957.
- Таранова Е. Наследование устойчивости к парше у гибридных сеянцев яблонь. Изв. АН Латв. ССР, № 8, 1958.
- Таранова Е. Влияние родительских форм на зимостойкость и скороплодность гибридного потомства яблонь в условиях Латв. ССР. Доклады сессии, посвященной 40-летию Советской власти. Институт генетики АН СССР, 1959.
- Таранова Е. Морфология пыльцы яблонь. Изв. АН Латв. ССР, № 8, 1960.
- Тер-Авонесян Д. В. Опыление и наследственная изменчивость, 1957.
- Турбин Н. В. Вопросы биологии оплодотворения, 1954.

НЕКОТОРЫЕ ЭКОЛОГО-ФИЗИОЛОГИЧЕСКИЕ ОСОБЕННОСТИ ЛЮЦЕРНЫ В УСЛОВИЯХ ЛАТВИЙСКОЙ ССР

С. Х. Кристкалне

Институт биологии АН Латвийской ССР

Настоящая работа является обобщением результатов исследований эколого-физиологических особенностей люцерны тяньшанской и других форм люцерны в условиях умеренно-теплого, влажного приморского климата Латвийской ССР.

Ставилась задача — изучить ритм роста и развития люцерны тяньшанской и других форм люцерны, особенности некоторых физиологических процессов, а также установить продуктивность люцерны в условиях Латвийской ССР.

Исследования были направлены на выяснение приспособительных реакций люцерны тяньшанской в процессе интродукции и акклиматизации, проявляющихся как в онтогенезе, так и в последующих семенных поколениях.

Опыты по интродукции люцерны тяньшанской в условиях Латвийской ССР были начаты в 1954 году. В качестве исходного материала для наших опытов послужили семена 6-ой московской репродукции люцерны тяньшанской (урожай 1953 года), полученные из Главного ботанического сада АН СССР. Семена для интродукции Главным ботаническим садом АН СССР были собраны в Южном Казахстане (горы Каратау), в древесно-кустарниковой зоне (на высоте 1500—1600 м над уровнем моря), на открытой поляне в смешанном лесу.

Семена люцерны тяньшанской были нами высеяны на Пурской опытной плодово-овощеводческой станции Латвийского научно-исследовательского института земледелия, которая находится в Тукумском районе (западная часть Латвийской ССР).

Из приведенных в литературе данных (Дмитриева, 1962) выясняется, что почва природных местообитаний люцерны тяньшанской формы Каратау по своим агрохимическим показателям довольно близка к почве экспериментального поля Главного ботанического сада АН СССР в Москве. Почва же пахотного горизонта экспериментального участка в Пуре характеризуется немного большей щелочностью, несколько меньшим содержанием P_2O_5 и K_2O .

В 1957 году был произведен посев люцерны тяньшанской местной (пурской) репродукции. Для сравнения были высеяны еще люцерны тяньшанская московской репродукции, а также люцерны лайдзской и пурской популяций, которые являются гибридами и в течение нескольких десятков лет возделываются в местных условиях.

По погодным условиям годы с 1954 по 1959, в течение которых велись наблюдения, были весьма различными, что позволило проследить за эколого-физиологическими особенностями подопытных растений на фоне весьма разнородных климатических условий республики.

Естественный ареал люцерны тяньшанской характеризуется резко континентальным климатом, в то время как для места проведения наших опытов (мест. Пуре Латвийской ССР) характерен типичный приморский климат.

Ежегодно проводились фенологические наблюдения. При этом регистрировались сроки наступления следующих фенофаз: ветвление (стеблевание), бутонизация, цветение (начало, массовое). С целью выявления ритмики роста через каждые 10 дней определялись величины приростов подопытных растений. Кроме того, фиксировался урожай зеленой массы — сена.

Особое внимание было уделено изучению водного режима, который имеет существенное значение для жизнедеятельности растений и для оценки изменений в приспособительных реакциях растений при их интродукции. При изучении водного режима определялась интенсивность транспирации методом быстрого взвешивания отрезанных листьев (Иванов и др., 1950) и водоудерживающая способность листьев методом Ничипоровича (1926).

Наблюдаемое изменение в биологии люцерны тяньшанской по репродукциям свидетельствует о том, что при выращивании в измененных климатических условиях люцерны проявляет приспособительную изменчивость, которая характеризуется тенденцией к изменению ритма роста и развития в соответствии с новыми жизненными условиями. Особенно это проявляется во второй репродукции (Кристкалне, 1963).

Данные наших исследований подтверждают взгляд о высокой продуктивности люцерны тяньшанской.

В условиях Московской области люцерны тяньшанской дает около 200—280 и даже 300 ц/га зеленой массы (вместе с отавой), а в условиях влажного климата Латвийской ССР у тяньшанской люцерны московской репродукции урожай зеленой массы, в зависимости от погодных условий, может колебаться от 419 до 458 ц/га.

Наблюдаемое увеличение урожайности можно объяснить главным образом увеличением облиственности, которая возрастает в последующих поколениях (табл. 1).

В условиях Латвийской ССР семенная продуктивность культивируемых в республике сортов и форм люцерны в основном определяется погодными условиями вегетационного периода. Наивысшие урожаи семян люцерны тяньшанской были получены в 1958 году в размере 1,05 ц/га и в 1959 году порядка 1,2 ц/га без применения особых агротехнических приемов.

Приведенные данные говорят о том, что семенная продуктивность люцерны, в том числе и люцерны тяньшанской, в условиях Латвийской ССР весьма низкая и ее необходимо значительно повысить. Разрешение этого вопроса должно идти как по линии агротехники, так и в направлении селекции, в частности, путем применения мичуринских методов отдаленной гибридизации с целью получения новых высокопродуктивных форм этой весьма перспективной для нашей республики кормовой культуры.

Таблица 1

Вес листьев и стеблей у люцерны тяньшанской
различной репродукции (в %)

Репродукции	листья	стебли
Люцерна тяньшанская (московская репродукция)	42,66	57,34
Люцерна тяньшанская (пурская репродукция)	45,76	54,24

Особенности изменения водного режима акклиматизируемых растений имеют существенное значение при физиологической характеристике их приспособляемости к условиям существования. Однако, несмотря на большое количество работ по водному режиму растений, этот вопрос недостаточно разработан.

Имея в виду большое значение водного режима при акклиматизации, мы исследовали интенсивность транспирации и вододерживающую способность.

В литературе приводятся данные относительно того, что интенсивность транспирации растений зависит от исторически сложившегося у них типа обмена веществ и ряда факторов внешней среды (Григорьев, 1955; Кокина, 1935 и др.).

Наблюдения за интенсивностью транспирации показывают, что в условиях нашей республики интенсивность транспирации люцерны тяньшанской значительно ниже, чем в условиях Москвы (табл. 2). В отношении интенсивности транспирации не наблюдается закономерных различий между московскими и пурскими репродукциями люцерны.

Как отмечает Л. В. Дмитриева (1962), интенсивность транспирации значительно снижается в первых поколениях, а в четвертом, пятом, шестом и седьмом поколениях она устанавливается на одном уровне, но более низком, чем в третьем поколении, и колеблется от 500 до 600 мг/г сыр. веса в час. По нашим наблюдениям интенсивность транспирации у люцерны в течение вегетации (от ветвления до массового цветения) не превышает

Таблица 2

Средняя дневная интенсивность транспирации (в мг/г сыр. вещ. в час)
люцерны тьяньшанской на третьем году жизни по фазам развития
(Пуре, 1959 г.)

Фазы развития и даты проведения определений	Люцерна тьяньшанская		Местные люцерны	
	московская репродукция	пурская репродукция	пурская популяция	лайдзская популяция
Ветвление 16/V	405	412	469	460
Бутонизация 9/VI	396	281	395	310
Массовое цветение 3/VII	293	318	244	267
Бутонизация отавы 22/VII	475	402	410	569

в среднем 360 мг/г сыр. веса в час. Значительно более низкая интенсивность транспирации люцерны тьяньшанской в наших приморских условиях климата указывает на ее способность к еще более сильному снижению интенсивности транспирации, чем это наблюдается в условиях Москвы.

Растения различных экологических групп проявляют различную способность удерживать воду. Наибольшую водоудерживающую способность имеют растения, произрастающие в пустынях (Лебединцева, 1929—1930).

Таким образом, при интродукции растений можно ожидать существенных изменений в водоудерживающей способности их тканей, которые могут характеризовать степень приспособленности растений к новым условиям.

Водоудерживающую способность по фазам развития, имеющую место у всех люцерн после 11 часов, характеризуют данные, приведенные в табл. 3 и на рис. 1 (водоудерживающая способность местной люцерны пурской популяции в фазе ветвления принята за 100%).

Как видно из этих данных, московская репродукция люцерны тьяньшанской на втором году жизни характеризуется наименьшей водоудерживающей способностью по сравнению с мезофильным стандартом — местной пурской и лайдзенской популяциями.

Сравнительно высокую способность люцерны тьяньшанской приспособляться к нашим приморским климатическим условиям можно наблюдать уже у первой пурской репродукции этой люцерны.

В таблице 4 приведены сравнительные данные по водоудерживающей способности первой и второй пурской репродукции люцерны тьяньшанской на втором году жизни.

Данные таблицы 4 показывают, что люцерна тьяньшанская с каждой последующей репродукцией все больше приспособля-

Таблица 3

Водоудерживающая способность люцерн на втором году жизни (в %)
(в Пуре, 1958 г.)

№ пп.	Репродукция и популяции	Фазы развития							
		ветвление	бутонизация	начало цветения	массовое цветение	конец цветения	созревание семян	бутонизация	
								1 отава	2 отава
1.	Люцерна тяньшанская (москов. репродукция)	23,09	34,24	38,94	25,04	45,83	28,72	41,52	47,60
2.	Люцерна тяньшанская (пурская репродукция)	31,72	36,30	42,65	35,44	47,31	24,10	41,76	44,66
3.	Гибридная люцерна (пурская популяция)	32,24	35,41	50,20	49,93	46,88	29,79	42,76	51,94
4.	Гибридная люцерна (лайдзская популяция)	28,91	32,40	39,26	39,19	52,99	31,65	38,23	43,06

Таблица 4

Водоудерживающая способность первой и второй репродукций люцерны тьяншанской на втором году жизни (в Пуре, 1959 г.)

Репродукция	Фазы развития		
	ветвление	бутонизация	созревание семян
Первая пурская	49,46	55,27	26,98
Вторая пурская	56,31	61,21	36,29

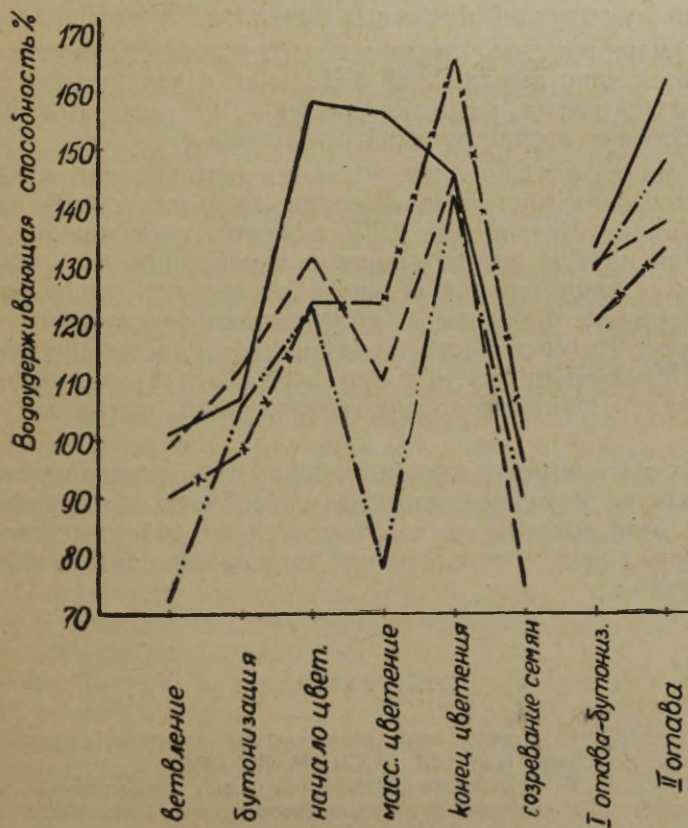


Рис. 1. Водоудерживающая способность люцерны на втором году жизни.

— пурская популяция; —х— лайдзская популяция;
 — · — · — тьяншанская люцерна (моск. репр.); — · — · — · — тьяншанская люцерна (пурская репр.)

вается к мезофильным условиям: вторая репродукция обладает более высокой водоудерживающей способностью, чем первая.

Из сказанного можно сделать вывод, что водоудерживающая способность интродуцируемой в Латвии люцерны тяньшанской постепенно повышается по поколениям (репродукциям), приближаясь к своему мезофильному стандарту; таким образом, и в отношении водоудерживающей способности указанная люцерна проявляет признаки хорошей приспособляемости к местным условиям нашей республики.

Выводы

Изучение эколого-физиологических особенностей московской и пурской репродукций и местных популяций люцерны показало:

а) по мере приспособления к новым условиям существования проявляется ясно выраженная тенденция к увеличению высоты и изменению ритма развития растений по семенным поколениям (особенно второй пурской репродукции);

б) большие различия наблюдаются в отношении изменения физиологических процессов люцерны тяньшанской. В приморских условиях Латвийской ССР люцерна тяньшанская проявляет очень низкую интенсивность транспирации, что, вероятно, объясняется значительной ее способностью перестраивать свои физиологические процессы в соответствии с условиями нашей республики. Интенсивность транспирации в вегетационном периоде не превышает 360 мг/г сыр. веса в час. По интенсивности транспирации растения обеих репродукций почти не различаются;

в) московская репродукция люцерны тяньшанской проявляет более низкую водоудерживающую способность по сравнению с местным мезофильным стандартом; причем водоудерживающая способность люцерны тяньшанской по репродукциям значительно увеличивается.

ЛИТЕРАТУРА

- Григорьев Ю. С. Сравнительно-экологическое изучение ксерофитизации высших растений. Изд. АН СССР, М.-Л., 1955.
- Дмитриева Л. В. Изменение приспособительных особенностей люцерны тяньшанской в условиях культуры. Автореф. дисс., М., 1962.
- Иванов Л. А., Силина Л. А. и Цельникер Ю. Л. О методе быстрого взвешивания определения интенсивности транспирации в естественных условиях. Бот. ж., т. 35, № 2, 1950.
- Кокина С. И. Водный режим и внутренние факторы засухоустойчивости растений песчаной пустыни Кара-Кум. Сб. Проб. растениеводческого освоения пустынь, 1935.

- Кристкалне С. Х. Ритм роста и развития люцерны тяньшанской в условиях Латвийской ССР. Растения, используемые в народном хозяйстве. II, Изд. АН Латв. ССР, 1963 (на лат. яз.).
- Лебединцева Е. В. Опыт изучения водоудерживающей способности у растений в связи с их засухо- и морозостойчивостью. Труды по прикладной ботанике, генетике и селекции, т. 23, 1929—1930.
- Ничипорович А. А. О потере воды срезанными растениями в процессе завядания. Журнал опытной агрономии Юго-Востока, т. 3, вып. I, 1926.

ОБ АКТИВНОСТИ НЕКОТОРЫХ ОКИСЛИТЕЛЬНЫХ ФЕРМЕНТОВ В РАЗЛИЧНЫХ ПОДВОЯХ РОЗ

В. И. Вески

Таллинский ботанический сад АН ЭССР

В практике окулировки роз самым подходящим временем для этого считается вторая половина июля и август. В Таллинском ботаническом саду АН Эстонской ССР в течение многих лет с конца июля до начала августа было окулировано на различные подвои несколько сотен роз различных сортов. На различные подвои за последние годы в названный срок было окулировано свыше 5000 глазков ежегодно. Средние результаты последних лет показывают, что окулированные с конца июля до 31 августа глазки чайно-гибридных роз приживались в течение осени на подвоях *R. afzeliana*, *R. coriifolia* и *R. canina* в пределах 90%. Окулированные с 1 сентября до 10 сентября глазки приживались плохо: приживаемость была ниже 60%.

Исходя из этого факта, интересно было выяснить, какие физиологические факторы в указанные сроки окулировки способствуют или препятствуют срастанию глазков розы с подвоем. Из физиологических факторов определялись ферменты в листьях различных привоев, так как они являются органическими катализаторами биохимико-физиологических процессов в тканях растения. Определяли активность принимающих непосредственно участие в процессе дыхания ферментов окисления: пероксидазы, полифенолоксидазы и каталазы.

Подвои были выбраны двухлетнего возраста; они были высажены весной в питомник с расстояниями в 30 × 80 см. Для опыта были взяты следующие подвои: *R. afzeliana* Fr., *R. canina* L., *R. coriifolia* Fr., *R. eglanteria* L., *R. rugosa* L.

Для определения активности ферментов пробы листьев собирались с указанных подвоев в 9 час. утра 31 июля, 16 августа, 26 августа, 5 и 9 сентября. Пробы брали с 10 кустов подвоев различных видов, со средней части побега каждого не окулированного куста по 2—3 листа. Затем 31 июля подвои были укорочены наполовину и 1 августа к ним привиты глазки сорта 'Kordes Sondermeldung'. 16 и 26 августа были взяты пробы листьев с этих окулированных кустов таким же образом, как и с не окулированных.

5 сентября были взяты пробы листьев с 10 неокулированных кустов у всех подопытных видов. После этого у каждого вида было укорочено наполовину 10 кустов, которые окулировали глазками сорта 'Kordes Sondermeldung'. 9 сентября брались пробы листьев со всех подопытных кустов окулированных подвоев.

Каталаза была определена по Баху и Опарину (табл. 1). Пероксидаза и полифенолоксидаза определялись по методу Михлина и Брновицкой (табл. 2 и 3).

Рассматривая приведенные в табл. 1 результаты анализа упомянутых ферментов, видим, что активность каталазы непрерывно повышалась с 31 июля до 26 августа как в окулированных, так и в неокулированных подвоях. Повышение активности каталазы оказалось максимальной у *R. afzeliana* (на 17,1%) и минимальной у *R. rugosa* (на 12,7%).

Таблица 1

Активность каталазы у различных подвоев роз (в мл 0,1 н KMnO_4 на г сырого вещества)

	Неокулированные				Окулированные		
	31/VII	16/VIII	26/VIII	5/IX	16/VIII	26/VIII	9/IX
<i>R. afzeliana</i>	48,6	47,5	65,7	50,5	50,5	56,5	44,4
<i>R. coriifolia</i>	41,0	48,5	60,7	49,5	48,5	53,2	42,5
<i>R. canina</i>	38,5	42,5	55,0	47,3	48,6	61,7	35,5
<i>R. eglanteria</i>	36,5	45,5	54,5	47,0	48,5	54,0	42,0
<i>R. rugosa</i>	39,8	40,0	52,5	43,0	42,5	52,5	31,0

Если сравнивать полученные в один и тот же срок определения данные активности каталазы окулированных и неокулированных подвоев, то можно заметить, что только в анализах 26 августа активность каталазы у *R. afzeliana* и *R. coriifolia* была выше у неокулированных подвоев. В остальных случаях активность каталазы у окулированных подвоев выше, чем у неокулированных.

Повышение активности каталазы можно отчасти объяснить также тем, что погодные условия (температура и влажность) в этот период были подходящими и благоприятными для подвоев. Активность каталазы была у окулированных и неокулированных кустов *R. rugosa* по сравнению с другими видами самой низкой. Вследствие более низкой активности каталазы у подвоя *R. rugosa* процент приживаемости глазков был также соответственно ниже, чем у других видов. На *R. afzeliana*, *R. canina*, *R. coriifolia* и *R. eglanteria* принялись привитые 1 августа глазки сорта 'Kordes Sondermeldung' на 100%, тогда как на *R. rugosa* всего на 60%. Отсюда следует, что на подвоях с большей активностью каталазы и при более значительном повышении ее ак-

тивности процент приживаемости глазков выше. Также наблюдения практиков и данные опытов других авторов указывают на то, что у роз, привитых на *R. rugosa*, продолжительность жизни оказывается короче, чем у привитых на *R. canina* и *R. afzeliana* (Olbrich, 1925; Rathlef, 1941; Kordes, 1956; Veski, 1958).

Из проведенных 5 сентября анализов выясняется, что активность каталазы у всех видов подвоев сильно снизилась по сравнению с соответствующими данными, полученными 26 августа, хотя погода в начале сентября оставалась достаточно теплой (днем до $+26^{\circ}\text{C}$) и налицо была необходимая влажность. В анализах 5 сентября в отношении активности каталазы последовательность расположения неокулированных подвоев остается той же, что и в предыдущих анализах, т. е. наибольшая активность каталазы была у *R. afzeliana* и наименьшая у *R. rugosa*.

По данным определений 9 сентября, активность каталазы в листьях окулированных 5 сентября подвоев снизилась по сравнению с данными анализа 5 сентября, а также достигла отчасти более низкого уровня по сравнению с анализами 31 июля. В анализах 9 сентября последовательность расположения окулированных подвоев по активности каталазы остается приблизительно такой же, как и в случае неокулированных подвоев.

Эти результаты позволяют сделать вывод, что с понижением активности каталазы у подвоев роз уменьшается приживаемость окулированных на них глазков.

Резюмируя сказанное, можно видеть, что в период проведения окулировки активность полифенолоксидазы, в противоположность активности каталазы, проявляет тенденцию к падению

Таблица 2

Активность полифенолоксидазы у различных подвоев роз (в мл 0,01 н J на г сырого вещества)

	Неокулированные			Окулированные	
	16/VIII	26/VIII	5/IX	16/VIII	26/VIII
<i>R. afzeliana</i>	5,25	0,50	0,25	4,88	1,50
<i>R. canina</i>	5,75	1,75	0	4,75	1,50
<i>R. eglanteria</i>	2,50	1,50	0,75	3,75	1,50
<i>R. rugosa</i>	4,75	1,75	1,25	3,38	1,75
<i>R. coriifolia</i>	2,25	1,25	0	2,63	1,00

(табл. 2). Сравнивая данные анализов 16 и 26 августа, видим, что к 26 августа активность полифенолоксидазы уменьшилась в 2, а у некоторых видов даже в 3 раз (*R. afzeliana*, *R. canina*). 16 августа наибольшая активность полифенолоксидазы наблюдалась у *R. afzeliana* и *R. canina*, наименьшая же активность у

R. coriifolia (почти в 2 раза меньше, чем у первого вида). В этот период имела место сильная пораженность ржавчиной *R. coriifolia*, что могло снизить активность полифенолоксидазы.

Таблица 3

Активность пероксидазы у различных подвоев роз (в мл 0,01 п J на г сырого вещества)

	Неокулированные		Окулированные	
	31/VII	26/VIII	5/IX	26/VIII
<i>R. rugosa</i>	2,25	3,5	3,75	2,25
<i>R. coriifolia</i>	5,13	2,5	0	2,25
<i>R. canina</i>	10,50	0,0	0	1,0
<i>R. eglanteria</i>	6,75	1,5	0	0,75
<i>R. afzeliana</i>	8,00	2,5	1,25	0

Выводы

В период повышения и достижения максимального уровня активности каталазы приживаемость окулированных глазков у роз лучше, т. е. процент прирастания глазков оказывается выше, чем в период падения активности каталазы и низкого уровня ее активности.

В начале сентября происходит резкое падение активности каталазы, поэтому и процент прирастания глазков розы в сентябре значительно ниже, чем в августе, когда активность каталазы выше.

Активность полифенолоксидазы и пероксидазы (табл. 3) уменьшалась при повышении активности каталазы в августе и у некоторых видов совершенно исчезла.

ЛИТЕРАТУРА

- Ермаков А. И., Арасимович В. В., Смирнова-Иконникова М. И., Мурри И. К. Методы биохимического исследования растений. М.-Л., 1952.
- Kordes W. Das Rosenbuch. Hannover, 1956.
- Olbrich S. Der Rose Zucht und Pflege. Berlin, 1925.
- Rathlef H. Rosen der Deutschen Hindukuschkspedition 1935. Die Gartenbauwissenschaft, Nr. 16, 1941.
- Veski V. *Rosa afzeliana* Fr. ja *R. canina* L. rooside pookealustena. Eesti NSV Teaduste Akadeemia Toimetused, VII köide. Bioloogiline seeria, nr. 2, 1958.

НАСЛЕДСТВЕННО УСТОЙЧИВЫЕ ИЗМЕНЕНИЯ В ПОТОМСТВЕ БРЮССЕЛЬСКОЙ КАПУСТЫ, ВОЗНИКШИЕ В РЕЗУЛЬТАТЕ ЕЕ ПРИВИВКИ НА КРАСНОКОЧАННУЮ КАПУСТУ

Л. Я. Иссако

Институт экспериментальной биологии АН ЭССР

При изучении изменений наследственности, возникающих в результате прививки у потомства привоя, особый интерес представляют комбинации прививок, надежно приводящие при повторных опытах к одинаковым и устойчивым изменениям. Имея в распоряжении достаточное количество измененных растений разных генеративных поколений, можно проводить более глубокое изучение появившихся новых свойств. Нам удалось найти такую комбинацию при прививках разновидностей капусты.

При прививке брюссельской капусты сорта 'Геркулес' на краснокочанную — сорт 'Каменная головка' в первом семенном поколении все растения отличались от сорта 'Геркулес' по ряду признаков. Отличия эти были однотипны (Иссако, 1960, 1961a, 1961b, 1963). Эти изменения устойчиво наследуются в течение шести поколений.

Ниже излагаются результаты сравнения морфологических признаков и биохимических свойств у измененной формы в 5-ом поколении и исходного сорта. Различие между ними имело место в течение всего онтогенеза. Семядоли всходов измененной формы крупнее и более темнозеленого цвета, чем у сорта 'Геркулес'. Молодые растения новой формы растут быстрее, имеют более крупные и гладкие листья с черешками, окрашенными антоцианом, в то время как у растений сорта 'Геркулес' антоциан в черешках не замечен.

Взрослые растения измененной формы более высокие, но листья их мельче, чем у сорта 'Геркулес', почти гладкие, удлиненные, с антоциановой окраской жилок и черешков. Листья у этой формы направлены несколько кверху под острым углом по отношению к стеблю, в то время как у сорта 'Геркулес' листья расположены почти горизонтально (рис. 1).

Кочанчики у сорта 'Геркулес' образуются в начале августа и достигают полной величины к концу сентября, а у измененной формы кочанчики образуются на 2—3 недели позднее и достигают хозяйственной спелости в конце октября. Указанные различия хорошо видны у растений на рис. 1, сфотографированных 1 сентября 1963 г. Более позднее формирование кочанчиков является хозяйственно ценным свойством, так как брюссельская капуста поступает в продажу преимущественно поздней осенью. Нередко ее оставляют в поле до зимы и собирают кочанчики по

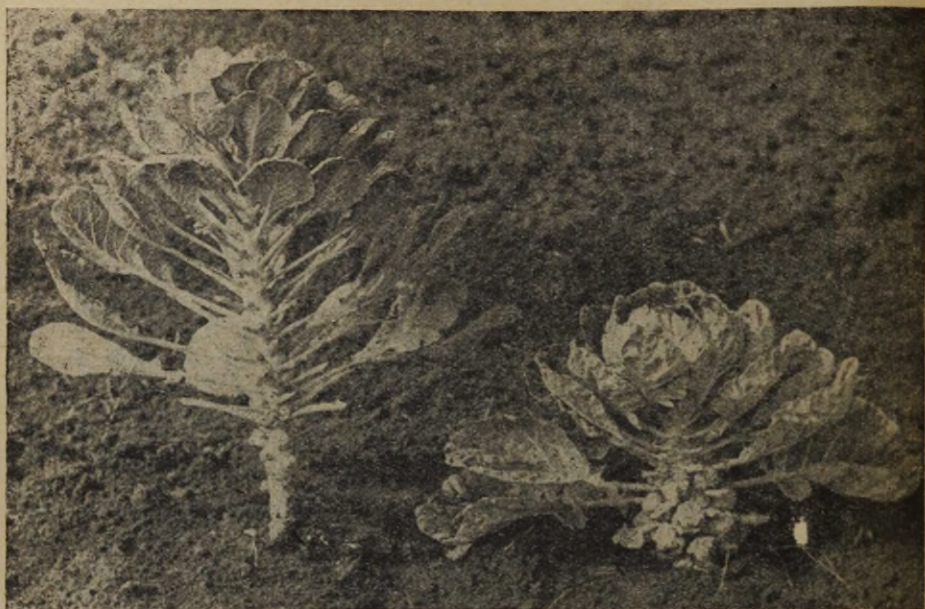


Рис. 1. Растение исходного сорта капусты 'Геркулес' (справа) и измененной формы семьи № 20, F₆ (слева).

мере надобности. Измененная форма отличалась от сорта 'Геркулес' также более высокой холодостойкостью.

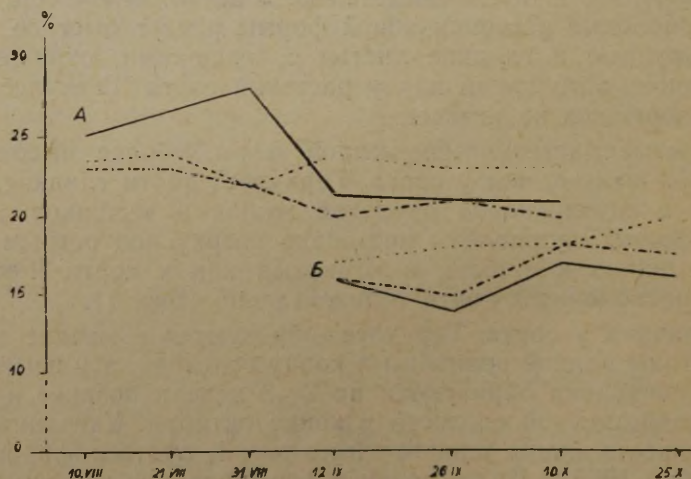


Рис. 2. Динамика содержания сухого вещества у брюссельской капусты. А — в листьях, Б — в кочанчиках; — — — 'Геркулес'; - - - - семья № 20; —х—х— семья № 21.

На второй год жизни измененная форма начинает цвести на 1—2 недели раньше сорта 'Геркулес'.

Столь же отчетливо отличия измененной формы выражены и в динамике биохимических свойств. У двух семей измененной формы, по внешним признакам очень сходных (семьи № 20 и № 21), и у сорта 'Геркулес' определяли содержание аскорбиновой кислоты, сахаров и сухого вещества в листьях осенью с начала августа и в кочанчиках в сентябре и октябре. Для анализов брали среднюю пробу от 20-ти растений.

Анализы показали, что измененное потомство существенно отличается по биохимическим свойствам от сорта 'Геркулес'. Вместе с тем из результатов анализов можно видеть, что между

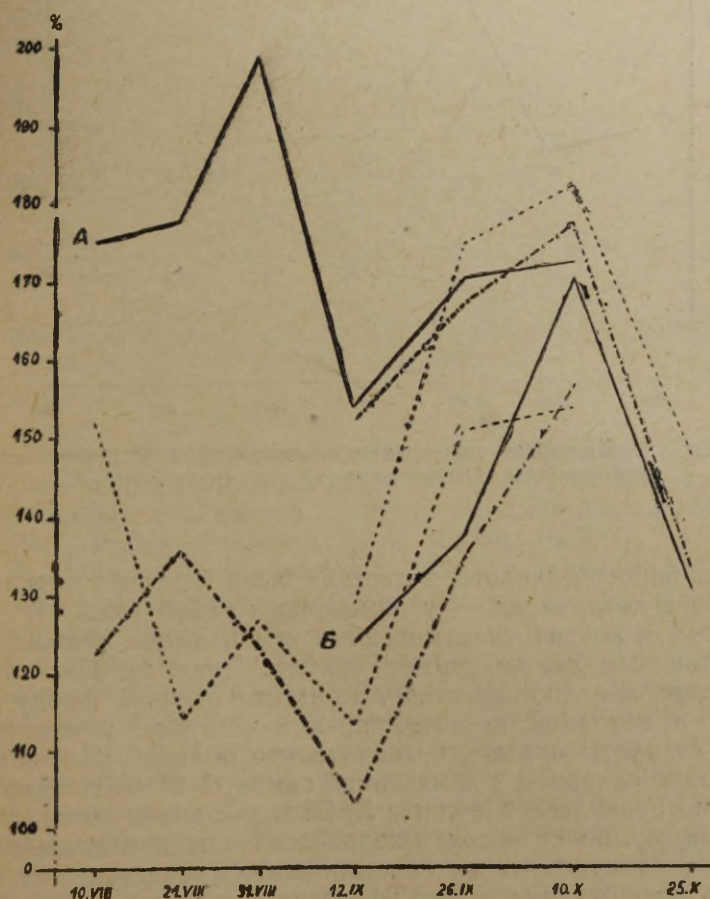


Рис. 3. Динамика содержания аскорбиновой кислоты у брянской капусты. Обозначения те же, что на рис. 2.

отдельными семьями изменного потомства, несмотря на большое сходство их по внешним морфологическим признакам, имеются довольно четко выраженные различия. Содержание сухого вещества в листьях сорта 'Геркулес' до начала формирования кочанчиков было ниже, чем у измененных семей. Начиная же с фазы формирования кочанчиков содержание сухого вещества у них было почти одинаковым (рис. 2). Содержание сухого вещества в кочанчиках было выше у измененных семей.

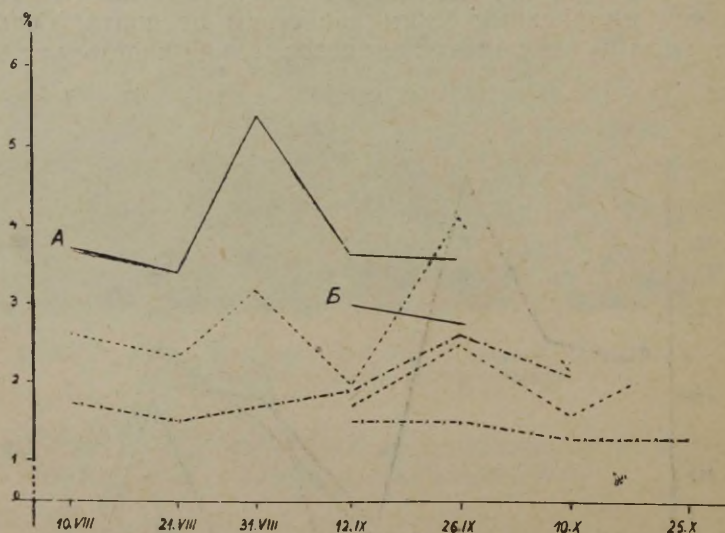


Рис. 4. Динамика содержания моносахаридов у брюссельской капусты. Обозначения те же, что на рис. 2.

Аскорбиновой кислоты в листьях было больше у сорта 'Геркулес', а в кочанчиках — у измененных семей (рис. 3).

Листья и кочанчики измененных семей имели меньше моносахаридов, чем листья сорта 'Геркулес' (рис. 4). По содержанию сахарозы в листьях в августе четких отличий между новой формой и исходной не имеется, а в сентябре у измененной формы сахарозы оказалось значительно больше. В кочанчиках содержание сахарозы в измененной семье № 21 было одинаково с сортом «Геркулес», а в семье № 20 значительно выше (рис. 5). По-видимому, более высокая холодостойкость измененных форм связана с отличиями в их биохимических свойствах — с более высоким содержанием сухого вещества и сахаров.

При хранении семенников в котлованах парников с укрытием сверху рамами и сухими листьями, или в холодной оранжерее

при температуре 0°, измененные формы почти не поражались гнилью *Botrytis cinerea*, в то время как другие разновидности капусты, в том числе и сорт 'Геркулес', часто бывали сильно поражены (рис. 6 и 7).

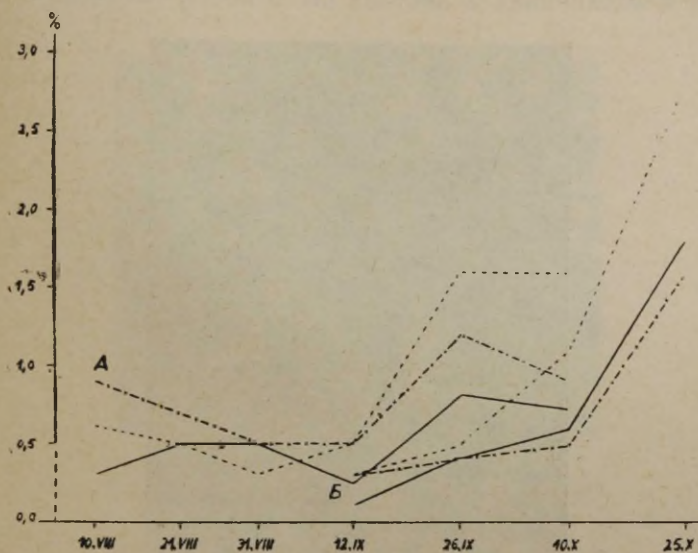


Рис. 5. Динамика сахарозы у брюссельской капусты. Обозначения те же, что на рис. 2.

Некоторые исследователи связывают устойчивость растений к грибным заболеваниям с повышенным содержанием в их тканях фенольных соединений (Рубин, Арциховская, Проскурникова, 1947; Рубин, Аксенова, 1957; Рубин, 1959).

Б. А. Рубин и Т. М. Иванова (1960) установили, что у капусты более устойчивые к *Botrytis cinerea* сорта содержат больше фенольных соединений.

Мы определяли содержание воднорастворимой (свободной) и щелочнорастворимой (связанной) фракций полифенолов в листьях, в кочанах и в кочанчиках у брюссельской капусты 'Геркулес', у краснокочанной капусты 'Каменная головка' и у 6-го поколения измененной формы (семьи № 8, № 20 и № 21). Пробы для анализов были взяты 17 сентября 1963 г. Экстрагирование полифенольных соединений из воздушно сухого материала проводили по методике Р. Г. Медведевой (1958), воднорастворимая фракция определялась по А. Л. Курсанову (1941), а щелочнорастворимая по М. А. Бокучава и В. Р. Попову (1945, 1946).

У исходных сортов 'Геркулес' и 'Каменная головка' содержание полифенолов было почти одинаковым (табл. 1). Воднорастворимой фракции у этих сортов в листьях было в два раза больше, чем в кочанчиках, а содержание щелочнорастворимой фракции в кочанчиках и листьях было почти одинаковым.

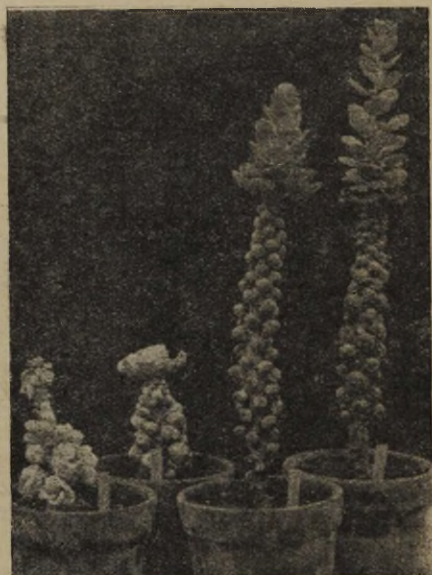


Рис. 6. Растения исходного сорта капусты 'Геркулес' (слева) и устойчивые к *Botrytis cinerea* формы семьи № 20, F₅ (справа).

Все измененные семьи в листьях содержали значительно больше полифенолов, чем исходные сорта. В кочанчиках полифенолов имелось примерно одинаковое количество как у исходных сортов, так и у измененных семей.

У измененных семей, в отличие от исходных сортов, имеет место значительное различие по содержанию щелочнорастворимой фракции в листьях и кочанчиках — в листьях их примерно в два раза больше. Между отдельными измененными семьями различия в содержании полифенолов небольшие.

Полученные при анализах данные показывают, что более высокая устойчивость измененной формы брюссельской капусты к *Botrytis cinerea* может быть связана с более высоким содержанием полифенольных соединений.

Проведенные исследования позволяют сделать вывод, что наследственно устойчивые морфологические изменения, возник-

шие в результате прививки одной разновидности капусты на другую, связаны с четко выраженными изменениями в биохимических свойствах, которые определили появление у измененной формы новых важных физиологических свойств, таких, как повышение холодостойкости и устойчивости к болезням.



Рис. 7. Зараженное *Botrytis cinerea* растение сорта 'Геркулес'.

Таблица 1

Содержание полифенолов у исходных сортов и измененной формы капусты
(мг на 1 г абсолютно сухого вещества)

Сорт	Органы	Фракции полифенолов		Сумма
		водно-растворимая	щелочно-растворимая	
Краснокочанная 'Каменная головка' (подвой)	листья	17	10	27
	кочаны	10	14	24
Брюссельская 'Геркулес' (привой)	листья	18	12	30
	кочанчики	8	14	22
Измененные семьи: семья № 8	листья	25	22	46
	кочанчики	12	10	22
семья № 20	листья	25	22	47
	кочанчики	13	14	28
семья № 21	листья	21	22	43
	кочанчики	9	9	18

ЛИТЕРАТУРА

- Бокучаева М. А. и Попов В. Р. Нерастворимая форма чайного танина. Биохимия, т. 10, вып. 3, 234—242, 1945.
- Бокучаева М. А. и Попов В. Р. Количественное определение нерастворимого в воде танина. Биохимия чайного производства, сб. 5, 32—40, 1946.
- Иссако Л. Я. Об изменении биохимических свойств растений в результате прививок. Тезисы докладов V Международного биохимического конгресса, М., т. 2, 108—109, 1961.
- Иссако Л. Я. Влияние подвоя на содержание витамина С у генеративного потомства привоев овощных культур. Труды Биохимической конференции Прибалтийских республик и Белоруссии, посвященной 20-летию Латвийской, Литовской, Эстонской Советских Социалистических Республик, Тарту, 242—247, 1961б.
- Курсанов А. Л. Определение различных форм дубильных веществ в растениях. Биохимия, т. 6, вып. 3, 312—325, 1941.
- Медведева Р. Т. О выборе метода количественного определения дубильных веществ. Аптечное дело, 7, 3, 74—78, 1958.
- Рубин Б. А., Арциховская Е. В. и Проскурникова Т. А. Окислительные превращения фенолов и их роль в явлениях устойчивости картофеля к *Phytophthora infestans*. Биохимия, т. 12, вып. 2, 141—152, 1947.
- Рубин Б. А. Биохимические основы иммунитета растений. Агробиология, № 6, 894—907, 1959.
- Рубин Б. А. и Аксенова В. А. Участие полифенольной системы в защитных реакциях картофеля против *Phytophthora infestans*. Биохимия, т. 22, вып. 1—2, 202—209, 1957.
- Рубин Б. А. и Иванова Т. М. Динамика фенолов в тканях капусты при заражении *Botrytis cinerea*. ДАН, т. 131, № 2, 445—448, 1960.
- Issako L. Pookealuse mõju kapsa (*Brassica oleracea* L.) generatiivsetele järglastele. Eesti NSV TA Eksperimentaalbioloogia Instituudi uurimused I, Tallinn, 69—90, 1960.
- Issako L. Pookealuse mõjul saadud perspektiivne rooskapsa vorm. Vabariiklik konverents taimefüsioloogia ja -geneetika alal, Tallinn, 302—307, 1963.

МЕТОДИКА ПРИВИВКИ ДОПОЛНИТЕЛЬНОГО ЭНДОСПЕРМА ПРОРОСТКАМ КУКУРУЗЫ

О. Ф. Михайлов, Х. Т. Микк

Днепропетровский госуниверситет и Тартуский госуниверситет

За последние годы в отечественной и иностранной литературе появляется все большее количество работ, посвященных техническим приемам и методам вегетативной гибридизации растений. Это обстоятельство обуславливается все возрастающим интересом исследователей к различным теоретическим и практическим вопросам, которые могут быть разрешены и разрешаются с помощью вегетативных гибридов.

Большой популярностью у современных исследователей пользуется уже сравнительно не новый, но дающий интересные результаты, метод трансплантации, или пересадки, эндосперма одного сорта или вида злаковых растений на другой. Интерес к такого рода пересадкам возник, с одной стороны, в связи с формообразовательной ролью эндосперма, а, с другой стороны, в связи с вопросом о его происхождении (Ф. М. Куперман, 1939, 1953; И. Г. Плотников, 1939, 1940; П. Ф. Секун, 1947; Ф. Л. Калинин, 1948; И. И. Презент, 1948, 1954; Г. Ф. Никитенко, 1951; Л. А. Головцев, 1952; И. А. Петров, 1953; М. Струн, 1955; В. Н. Ржавитин, 1960; М. Л. Кравченко, 1960; Н. А. Соболев, 1961 и др.). Как было показано И. И. Презентом (1948), Я. С. Модилевским (1950), С. К. Овечкиным (1955), А. Г. Араратяном (1956) и др., эндосперм в значительной степени определяет не только фенотипические, но и генотипические особенности растительного организма, в силу чего выявляется и биологическое значение этого специфического органа. В свою очередь, специфика эндосперма как своеобразного биологического и генетического ментора, создававшегося в процессе эволюции покрытосеменных растений, раскрывает и биологическую сущность двойного оплодотворения.

Таким образом, эндосперм, по мнению этих авторов, оказался важнейшим аппаратом для увеличения экологической пластичности и в то же время типичности особей вида и сорта покрытосеменных растений. Видимо, это свойство эндосперма и определяет двойственную природу и функцию семени, т. е. воспроизведение и расселение вида.

Мы целиком согласны с подобным объяснением биологической специфики эндосперма, которое находило себе подтверждение в ряде работ одного из авторов этой статьи как с эндоспермом (О. Ф. Михайлов, Т. Орав, 1959), так и с биологическим аналогом его — семядолями семян, не сохраняющих эндосперм к моменту созревания (О. Ф. Михайлов, 1952, 1957, 1958, 1959; О. Ф. Михайлов и Л. Х. Ару, 1962). На основании этих работ нам представляется, что биологическая специфика эндосперма и семядолей безэндосперменных семян и, следовательно, их структурные и физико-химические особенности характеризуются тем, что:

Во-первых, эти структурные особенности и составляющий их комплекс питательных веществ имеют не случайное происхождение, а обусловлены всей историей данного вида (сорта).

Во-вторых, используемые развивающимся растением в начальных этапах онтогенеза эмбриональные питательные вещества определяюще влияют на развитие видовых (сортовых) признаков организма.

В-третьих, эти вещества в процессе их использования зародышем не остаются неизменными. Будучи сосредоточены в жи-

вых клетках эндосперма или семядолей, они находятся в состоянии непрерывных изменений и превращений в результате жизнедеятельности этих клеток, в свою очередь связанной самым тесным образом с жизненными отправлениями и ходом развития зародыша. Последнее обстоятельство, по-видимому, способствует тому, что молодое растение в начальный момент своего развития, вместе со свойством устойчивости против неблагоприятных воздействий внешней среды, обладает известной лабильностью.

Эксперименты вышеприведенных исследователей, а также наши собственные и ряда других показали, что растения, вырастаемые из зародышей, лишенных эмбриональных питательных веществ (эндосперма или семядолей у безэндосперменных семян) уменьшают биологическую типичность вида (сорта). То обстоятельство, что зародыш, лишенный, например, эндосперма, только уменьшает в процессе своего развития биологическую типичность, а не полностью изменяет ее, объясняется, на наш взгляд, тем, что в изолированном зародыше все же остается довольно большое количество эмбриональных питательных веществ, достаточное, при благоприятных условиях, для достижения зародышем такого состояния, когда он начинает самостоятельный синтез продуктов питания.

Зародыши, лишенные своего эндосперма или семядолей, но с привитым к ним эндоспермом или, соответственно, семядолями другого сорта (вида) начинают адекватно изменять свои признаки и свойства, что проявляется и на взрослых особях.

Таким образом, метод пересадки, или трансплантации, эндосперма может выступить, при соблюдении определенных условий, в качестве весьма эффективного способа управления формообразовательными процессами у растений.

Известен целый ряд способов трансплантации на зародыш эндосперма, предложенных Ф. М. Куперман (1939), И. Г. Плотниковым (1939), Л. А. Головцевым (1952), И. А. Петровым (1953) и др., и для трансплантации на зародыш семядолей (М. М. Арончук, 1946; Э. И. Заар, 1953; Э. В. Гвоздева, 1954; А. Е. Коварский, Ф. Д. Коган, 1955; С. М. Колесников, В. В. Крылова, 1955; В. Н. Ржавитин, 1960; А. С. Кружилин, 1960; О. Ф. Михайлов, 1961; Л. Х. Ару, 1960; О. Ф. Михайлов, Л. Х. Ару, 1962 и др).

Анализируя различные известные нам способы прививки на зародыш эндосперма другого сорта или вида, можно отметить, что в основном они разрабатывались для ограниченного числа видов растений, главным образом, хлебных злаков. Кроме того, все эти способы находят себе применение только для прививки количественно лишь одного эндосперма. Вместе с тем, зачастую возникает необходимость прививки на один зародыш двух или более эндоспермов. Следует отметить, правда, что Ф. М. Купер-

ман (1939), И. Г. Плотников (1940), Б. И. Хмелев (1950) и др. предложили своеобразный метод «прививки» нескольких эндоспермов хлебных злаков на один зародыш, однако этот метод обладал рядом несовершенств, ограничивавших его применение. В частности, в этом методе «прививки» соединение эндоспермов осуществлялось подклеиванием их друг к другу предварительно срезанными поверхностями. В результате, только в отдельных местах по периферии эндоспермов происходило срастание клеток алейронового слоя, да и то сравнительно редко. Что же касается основной массы тканей эндоспермов, то там, естественно, у хлебных злаков никакого срастания не наблюдалось. По мнению авторов метода, что вполне достоверно, использование зародышем дополнительно привитых эндоспермов осуществлялось диффузным путем. К сожалению, такое диффузное «выедание» привитых эндоспермов происходило не во всех случаях и могло контролироваться только косвенным образом, на глаз, по уменьшению и сморщиванию привоя. Последнее обстоятельство весьма затрудняет в ряде случаев истинную оценку результатов. Наконец, то обстоятельство, что прививаемые эндоспермы не имеют анатомического контакта друг с другом и с зародышем, свидетельствует о несколько ином механизме влияния привоев, чем это имеет место при сращивании.

В целях устранения указанных и некоторых других недостатков вышеописанного метода, мы разработали свой метод прививки дополнительного эндосперма, проверенного нами на кукурузе.

Разработка нового метода прививки эндосперма возникла на базе необходимости провести исследование по выяснению влияния на развивающееся растение кукурузы количества эмбриональных питательных веществ.

Ф. М. Куперман еще в 1939 г., а затем в 1948—1950 гг. провела исследование этого вопроса на зерновках мягкой пшеницы 'Лютесценс 62'. Опыты показали, что молодые растения пшеницы, даже уже перешедшие к фотосинтезу, продолжают питаться эмбриональными питательными веществами из двух и более «привитых» эндоспермов.

Наши опыты, носящие пока предварительный характер, проводились на прорастающих семенах кукурузы сорта 'Стерлинг', урожая 1960 года. Семена проращивались обычным лабораторным способом в течение нескольких дней до достижения эмбрионального стебельком длины около одного сантиметра. Опыты показали, что при более позднем развитии проростка процент удачных прививок оказывается значительно меньшим.

У пророщенных таким образом семян в относительно стерильных условиях бритвенным ножиком продольно срезалась часть эмбрионального стебелька в области гипокотила, без повреждения точки роста. Затем к месту среза одного про-

ростка прикладывался аналогично сделанным срезом другой проросток. В целях создания лучшего контакта срезовых поверхностей компонентов прививки и для придания механической прочности соединенные друг с другом стебельки довольно туго обматывались шерстяной или бумажной ниткой, концы которой завязывались. Испытанные нами различные другие способы скрепления компонентов прививки оказались менее целесообразными.

Таким образом, оказывалось, что после проведения процедуры прививки каждый из компонентов ее обладал своими собственными не поврежденными точкой роста, эмбриональным корнем и эндоспермом.

Аналогичным способом можно осуществить и тройную прививку, т. е. соединить друг с другом три компонента. Такой вариант мы делали, хотя он технически и сложнее. Значительно сложнее соединить друг с другом четыре и более компонентов, однако возможно и это, для чего необходимо один из компонентов, избранный в качестве подвоя, прорастить значительно больше остальных, с тем, чтобы на его более длинном стебле можно было разместить необходимое количество привоев.

Привитые тем или иным способом проростки размещаются в чашках Петри с водой так, чтобы в воде находились только корешки их. Для этих целей корешки пропускались через отверстия картонного диска, покрывающего чашку Петри. Остальная часть прививки — эндоспермы и соединенные друг с другом стебельки — оставались снаружи в воздушной среде. После этого, в течение нескольких дней чашки Петри оставались в обычных лабораторных условиях до более мощного развития главных корней и образования боковых. К этому времени обычно уже происходило частичное сращивание компонентов прививки. По достижении компонентами прививки сравнительно развитых корневых систем и после визуальной проверки срачиваемости молодые растения высаживались в бумажные мешочки с землей.

В описываемых опытах, как это уже отмечалось, нас интересовало только влияние увеличенного количества эмбриональных питательных веществ на развитие растения кукурузы. Поэтому прививаемые в том или ином количестве эндоспермы не отличались друг от друга, так как принадлежали не только тому же самому сорту, но зачастую брались с початков одного и того же растения.

Для удобства изложения предлагаемой методики прививки мы пока ничего не говорили о том, почему у всех компонентов прививки оставались и стеблевые и корневые точки роста. Иными словами, какой же из двух компонентов является подвоем и какой — привоем. Вместе с тем, это весьма важный вопрос, в котором, собственно говоря, заключается вторая особенность

нашего метода. Дело в том, что, как показали опыты, лучшие результаты сращивания получаются тогда, когда тот компонент или компоненты, которые будут привоями, некоторое время продолжают самостоятельное существование. Поэтому обычно до момента срастания мы оставляли второму компоненту прививки и стеблевую точку роста и корень. Кроме того, варьируя время удаления у привоя корней и стеблевой точки роста, можно, тем самым, регулировать силу его влияния на подвой. В этом случае сила влияния привоя может регулироваться и неодновременным, раздельным удалением корня и почечки.

Возможность описанной регуляции влияния привоя на подвой в нашем методе и ее особенности имеют весьма большое значение в тех случаях, когда в качестве привоя используется генетически иной компонент. Причем, чем более разнородными будут подвой и привой, тем больший эффект будет иметь возможность регуляции влияния привоя. Более того, в этом последнем случае наличие в течение некоторого времени у обоих компонентов прививки собственных корней и точек роста и даже листьев создает обстановку своеобразного предварительного сближения, преодолевающего в какой-то степени явление несовместимости.

В опытах с генетически однородными подвоем и привоем, где привитый добавочный эндосперм должен был оказывать только количественное влияние на развитие проростка кукурузы, мы удаляли и корень и почечку у привоя вскоре после срастания компонентов. При этом подвоем избирался тот из компонентов прививки, который к этому моменту обладал более мощной корневой системой.

В ряде случаев мы удаляли у привоя только точку роста. В результате, оставшуюся точку роста питали два эндосперма и две корневых системы. Предварительные результаты показывают, что при соответствующих условиях это вызывает дополнительный эффект повышения процента полной срастваемости компонентов прививки и усиления интенсивности роста молодых растений.

Анализ проделанных за два года предварительных опытов показывает, что предлагаемый нами метод прививки дополнительных эндоспермов проросткам кукурузы технически не вызывает особых трудностей. Процент частичной срастваемости компонентов прививки весьма высок и достигает 80. Полная срастваемость, как это видно по таблицам 1 и 2, лежит в пределах от 20 до 63%.

Мы умышленно разделяем срастваемость компонентов прививки на частичную и полную, так как при неполной, частичной их срастваемости влияние привоя на подвой в ряде случаев резко снижается. При частичной срастваемости, как правило, связь сосудистых систем обоих компонентов оказывается значительно

Таблица 1

Полная срастаемость компонентов прививки сорта 'Стерлинг'
(по данным 1961 г.)

Серии опытов	Время прививки	Количество прививок					
		С одним дополнительным эндоспермом			С двумя дополнительными эндоспермами		
		Всего	Полностью срослось		Всего	Полностью срослось	
			шт.	в %		шт.	в %
1	13 марта	20	6	30	20	5	25
2	20 марта	20	13	65	10	3	30
3	3 апреля	20	5	25	10	2	20

меньшей. Учитывая вышеизложенное, мы и приводим данные только по полной срастаемости. Как видно из прилагаемых таблиц, полное срастание компонентов прививки находится в известной зависимости и от времени ее проведения. Несколько меньший процент полного срастания в начале марта увеличивается к середине этого месяца, где он, по-видимому, достигает максимума. Затем начинается постепенное снижение, достигающее своего минимума к концу апреля.

Таблица 2

Полная срастаемость компонентов прививки сорта 'Стерлинг'
(по данным 1962 г.)

Серии опытов	Время прививки	Количество прививок		
		общее	полностью сросшихся	
			шт.	в %
1	6 марта	20	9	45
2	7 марта	20	8	40
3	10 марта	30	19	63
4	19 марта	25	11	44
5	26 марта	35	13	37
6	11 апреля	55	18	33
7	18 апреля	50	17	34

Учитывая меньшую эффективность прививок с частичным срастанием, мы использовали для дальнейших опытов только те растения, где срастание было полным. Отметим, что в опытах 1961 г. из 100 привитых растений было отобрано только 34, качество срастания у которых нас полностью удовлетворило.

В 1962 г. из 235 — 95 прививок. Иными словами, в первом случае 34%, а во втором 40%.

Отобранные растения, находившиеся, как мы уже отмечали ранее, в бумажных стаканчиках с землей, вначале росли в лабораторных условиях, до разворачивания листьев, способных к фотосинтезу. Затем молодые растеньица постепенно переносились в полевые условия и высаживались вместе со стаканчиками в грядки. Одновременно, с теми же процедурами, высаживалось и соответствующее количество контрольных растений.

Каковы же общие результаты влияния на развивающееся растение кукурузы дополнительных эндоспермов, привитых на проростки по нашему методу?

Прежде всего следует отметить, что рост молодых растений с привитыми к ним дополнительными эндоспермами был заметно более интенсивным, чем рост контрольных. Средняя высота растений с одним дополнительным эндоспермом была, например, 9 апреля (3 серия опытов; время пересадки 10 марта 1962 г.) равна 45 см. Диаметр стебля — 0,55 мм. В это же самое время высота контрольных растений была 29 см и средний диаметр стебля — 0,3 мм.

Корневая система опытных растений мощно развита и значительно превосходит по своей мощности контрольные. Более мощно развиты и листья, число которых также больше, чем у контрольных растений.

У нас создалось впечатление, требующее еще дополнительной проверки, что на интенсивность роста растений в длину существенно влияет дополнение только одного эндосперма. При большем количестве привитых эндоспермов интенсивность роста стебля заметно не увеличивается. Зато большее количество дополнительных эндоспермов, видимо, прямо пропорционально определяет общую мощность вегетативной массы, а, возможно, и продуктивность растений.

Видимо, очень важным обстоятельством является то, что в опытах 1961 г. у всех растений с привитыми дополнительными эндоспермами (вне зависимости от их числа) сформировались хорошо выполненные початки, большинство из которых достигло полной зрелости.

Несколько недозрели початки тех растений, прививка эндосперма которым делалась сравнительно поздно, например, серия 3; прививка 3/IV. Более ранние, мартовские прививки начали формирование своих генеративных органов и продолжали развитие их в более благоприятных температурных условиях. Что же касается контрольных растений, то ни у одного из них созревание початков не наблюдалось.

Взрослые, уже прекратившие рост, опытные растения также значительно отличались от контроля по богатству вегетативной

массы. Средняя высота их была 150 см. Высота контрольных растений — около 120 см.

В опытах 1962 г. высадка в полевых условиях всех серий опыта была произведена по техническим причинам весьма поздно (29 мая), что, видимо, не позволяло надеяться на успешное дозревание початков. Однако еще более ухудшило обстановку то, что в районе г. Тарту (Эстонская ССР) в июне 1962 г. произошло резкое понижение температуры воздуха (6 июня, например, ночью было $-2,6^{\circ}$). Это обстоятельство послужило причиной того, что все опытные и контрольные растения сорта 'Стерлинг' погибли. Интересно, что все опытные растения другого гибридного сорта 'Одесский 1', данные об опытах с которым мы за недостатком места не приводим, прекрасно пережили эти же заморозки. Но контрольные растения этого сорта тоже частично погибали, а сохранившиеся резко затянули свое развитие.

Резюмируя, мы можем констатировать, что предлагаемый нами метод прививки дополнительных эндоспермов проросткам кукурузы представляет очевидный интерес как для специальных теоретических исследований, так и для селекционных целей.

Начатые нами в Тартуском гос. университете исследования по разработке этого метода ныне успешно продолжают в Днепропетровском гос. университете ассистентом А. Н. Винниченко.

ЛИТЕРАТУРА

- Арапьян А. Г. О биологической роли различной пищи, получаемой зародышем у растений. Изв. АН Армянской ССР, серия биол. и с-х. наук, т. 9, № 5, 1956.
- Арончук М. М. Изменение вегетативного периода у сои путем вегетативной гибридизации. Агробиология, № 3, 1946.
- Ару Л. Х. О роли семядолей в росте и развитии подсолнечника. Ученые записки Тартуского гос. ун-та, вып. 93. Труды по ботанике IV, 1960.
- Гвоздева В. В. Методика прививки подсолнечника и клещевины. Земледелие, № 11, 1954.
- Головцев Л. А. Прививка злаковых растений. Агробиология, № 5, 1952.
- Заар Э. И. Прививка черешчатого дуба точкой роста прорастающего семени. Ботанический журнал, т. 38, № 3, 1953.
- Калинин Ф. Л. Развитие зародыша озимой ржи на эндосперме яровой пшеницы. ДАН СССР, т. 9, № 5, 1948.
- Коварский А. Е. и Коган Ф. Д. Роль семядолей при межвидовой и межродовой вегетативной гибридизации зернобобовых культур. Труды Кишиневского с-х. института, т. 3, 1955.
- Колесников С. М. и Крылова В. В. Новое в технике вегетативной гибридизации травянистых растений. Труды Кишиневского с-х. института, т. III, 1955.
- Кравченко М. Л. Цитоаналитические особенности сращивания тканей зародышей злаков, трансплантированных на сухом зерне. Журнал общ. биологии, т. 21, № 5, 1960.
- Кружилин А. С. Взаимовлияние привоя и подвоя растений. Изд. АН СССР, 1960.

- Куперман Ф. М. О технике прививки у злаковых. Яровизация, № 5—6, 1939.
- Куперман Ф. М. Биологические основы культуры пшеницы. Изд. Моск. ун-та, М., 1953.
- Михайлов О. Ф. Биологическая специфика семядолей в семенах растений, не сохраняющих эндосперм. Научные труды, посв. 150-летию Тартуского гос. ун-та, Таллин, 1952.
- Михайлов О. Ф. Метод культуры тканей и получение новых форм растений. Ученые записки Тартуского гос. ун-та, № 46, 1957.
- Михайлов О. Ф. Проблема детерминации и патологический морфогенез растений. Ученые записки Тартуского гос. ун-та, вып. 64. Труды по ботанике I, 1958.
- Михайлов О. Ф. Методы культуры растительных тканей и формообразовательные процессы. Сб. Наследственность и изменч. раст., животных и микроорг. Труды конф., посвящ. 40-летию Великой Октябрьской соц. рев., т. II, Из-во АН СССР, М., 1959.
- Михайлов О. Ф. О потенциальных возможностях клеток семядолей и эндосперма. Труды конф. по морфогенезу растений, т. II, изд. Моск. ун-та, 1961.
- Михайлов О. Ф. и Ару Л. Х. Замена семядолей зародыша растений как метод вегетативной гибридизации. Агробиология, № 1, 1962.
- Михайлов О. Ф. и Орав Т. Растения-новообразования пшеницы, полученные из лишенных зародыша зерновок, и некоторые их морфофизиологические особенности. Известия АН ЭССР, т. 8, сер. биол., № 4, 1959.
- Модилевский Я. С. Современное состояние вопроса об эндосперме у покрытосеменных растений в связи с формированием зародыша, семени и плода. Известия АН СССР, сер. биол., № 2, 1950.
- Никитенко Г. Ф. О некоторых особенностях вегетативной гибридизации злаков методом трансплантации зародыша. ДАН СССР, т. 76, № 2, 1951.
- Овечкин С. К. Эндосперм — ментор зародыша злаков. Тр. Ин-та генетики и селекции АН УССР, т. 4, 1955.
- Петров И. А. Направленное изменение природы зерновых культур. Бот. ж., т. 38, № 6, 1953.
- Плотников И. Г. Техника прививок у злаковых. Яровизация, № 3, 1939.
- Плотников И. Г. Вегетативная гибридизация злаковых культур и ее значение для селекционной работы. Соц. зерновое хозяйство, № 6, 1940.
- Презент И. И. Биологическое значение двойного оплодотворения. Агробиология, № 5, 1948.
- Презент И. И. Двойное оплодотворение и жизнеспособность. Известия АН СССР, сер. биол., № 1, 1954.
- Ржавитин В. Н. Вегетативная гибридизация растений. Мордовское кн. изд., Серенск, 1960.
- Секун П. Ф. Влияние подвоя на привой при прививках злаковых растений. Агробиология, № 6, 1947.
- Соболев Н. А. Методика инъекции чужеродного эндосперма. Сборник труд. аспирантов и молод. научн. сотр. ВИР, № 2/6, 1961.
- Струн М. Пересадка зародышей злаковых на чужие эндоспермы. Известия АН СССР, сер. биол., № 5, 1955.
- Хмелев Б. И. Влияние величины и количества эндоспермов-подвоев на рост вегетативных гибридов злаков. Селекция и семеновод., № 3, 1959.

О МЕТОДЕ СЕРОЛОГИЧЕСКОГО АНАЛИЗА ВЫСШИХ РАСТЕНИЙ

Л. Х. Ару

Тартуский госуниверситет

Серологический анализ до сих пор находит более широкое применение в зоологии и гуманмедицине, чем в ботанике. Однако исследование растительных белков этим методом особенно существенно, так как приходится обращать значительно больше внимания не только на наследственность признаков, но и на наследственность белковых комплексов. Серологическая характеристика белков дает также возможность разрешить некоторые связанные с эволюцией растений вопросы и проследить изменения, происходящие у них в процессе онтогенеза. Хотя применение серологических методов в вышеназванных целях имеет место только в последнее десятилетие, они являются необходимым дополнением к другим методам анализа.

Из более ранних исследований с использованием серологического метода следует упомянуть работы школы кенигсбергских ботаников (Alexnat, 1922; Hoeffgen, 1922; Kirstein, 1922; Malligson, 1922; Worseck, 1922; Kohz, 1923; Guttman, 1924; Lange, 1924; Saltzmann, 1924; Mischke, 1925; Steinecke, 1925; Mielinski, 1926; Neuhoff u. Ziegenspeck, 1926; Reuter, 1926; Ziegenspeck, 1925, 1926, 1927; Ankermann, 1927; Ottensooser, 1927) во главе с Карлом Мецом (1926а, 1926б). Результатом почти двадцатилетней их деятельности было создание «кенигсбергского родословного дерева» растительного мира. Их схема в некоторой степени отличается от признанного в систематике филогенетического дерева, что, по-видимому, и послужило одной из причин, почему серологический метод не нашел более широкого использования.

Кроме того следует учесть недостатки серологического метода, имевшие место при его применении в то время (Gilg u. Schürhoff, 1926; Huhn, 1927; Zarnack, 1927). Вара (1945), Розанова (1946), Козо-Полянский (1950) и Благовещенский (1962) считают этот метод неконструктивным, так как при помощи его все же невозможно построить родословное дерево. По их мнению, серологический метод является дополнением к сравнительно-морфологическим и биохимическим методам. Однако по Алтухову (1962), серологический метод является подходящим при исследовании проблем микроэволюции. Он считает необходимым сравнение морфологических признаков антигенной структурой их белков. Несмотря на то, что серологический метод еще далеко не совершенен (Стэкмен, Харрар, 1959), он применяется также и в фитопатологии (Федотова, 1939а, 1939б, 1940, 1948а, 1948б).

Серологические методы были значительно усовершенствованы (Grabar, Williams, 1955; Grabar, 1957; Грабар, 1957; Ма́ска, 1958, Абелев, Перова, Храмкова, 1963; Кудряшов, Андреев, Кукушкина, 1959; Зильбер, Абелев, Авенирова, Энгельгарт, Байдакова, 1959; Klotz, 1960; Клоз, 1962; Ouchterlony, 1962) в течение двух последних десятилетий. Более широкое применение наряду с реакцией коагпреципитации находит и реакция преципитации в агаровом геле (Гусев, Цветков, 1961; Шурыгин, 1961; Хавкин, 1961), некоторые модификации которой оказались довольно подходящими для исследования растительного материала (Wunderly, 1957). Таким способом представляется возможным выяснить отдельные компоненты белкового антигена. Следовательно, метод иммуноэлектрофореза дает возможность различать близкие по структуре комплексы белка (Кретович, Бундель, Мелик-Саркисян, 1954; Gell, 1956, 1960; Гофман, 1958, 1960; Потапов, 1962; Клименко, Березовиков, 1963).

Сравнительно интенсивные исследования проведены О. Халлом (1959), который при помощи иммуноэлектрофореза исследовал ржано-пшеничные гибриды. По данным упомянутого автора иммуноэлектрофорезом прослеживаются различия между протеинами ржи и пшеницы; также при помощи его в составе ржано-пшеничных гибридов выявляются определенные протеины пшеницы. Ржано-пшеничные гибриды не в состоянии продуцировать характерные для ржи протеины. В гибридах не было обнаружено протеинов, которые были бы характерны только для них.

Далее остановимся на некоторых методических затруднениях, имеющих место при работе серологическим методом на растительном материале. Основными недостатками рассматриваемого метода следует считать: 1) токсическое влияние растительного материала на организм кролика и 2) в случае пользования недостаточно очищенным белковым препаратом может наблюдаться неспецифическая реакция преципитации и с нормальной сывороткой. Во избежание названных затруднений, необходимо приготовить белковый препарат, который был бы более или менее очищен от добавочных веществ.

Белковый антиген нами выделялся по следующей методике. Зерна ячменя измельчали в лабораторной мельнице и затем экстрагировали их петролейным эфиром и 0,85% раствором NaCl (рН 7,5). Солевой раствор центрифугировали и применяли его как в качестве антигена, так и в качестве преципитиногена.

Выяснилось, что при изготовлении белкового антигена по данному методу, иногда под влиянием нормальной сыворотки происходила неспецифическая реакция, которой можно было избежать путем дополнительного центрифугирования белкового раствора. Поэтому рекомендуется центрифугировать белковый

раствор по меньшей мере два раза по 15 мин. при 4000 об./мин. При таком способе подготовки белкового препарата неспецифичная реакция отсутствовала.

Кроликов иммунизировали несколько раз через 1—2 дня. Общая доза вводимого азота составляла 10г/мл. Спустя 7—10 дней после последней инъекции у подопытных животных бралась кровь из ушной вены.

Иммуноэлектрофорез на агаре проводили по методу Вундерли (1957). Для характеристики полученных иммуноэлектрофореграмм приводится рисунок 1.

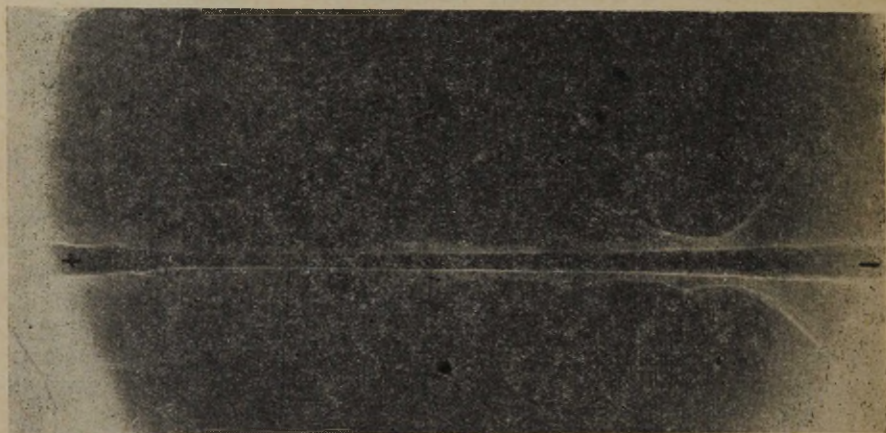


Рис. 1. Результаты иммуноэлектрофореза белков из зерен ячменя сорта 'Тамми'.

В заключение следует отметить, что при проведении иммуноэлектрофореза приходится особое внимание обращать на приготовление белкового антигена. Результаты опытов зависят также от способа приготовления раствора агара.

ЛИТЕРАТУРА

- Абелев Г. И., Перова С. Д., Храмкова Н. И. Эмбриональный сывроточный альфаглобулин и его синтез перевиваемыми гепатомами мышей. Биохимия, 28, 4, 1963.
- Алтухов Ю. П. Цитофизиологический и серологический анализ межвидовой дифференциации бычков Азовского моря. Роль клеточных реакций в приспособлении многоклеточных организмов к температуре среды. Тезисы докладов. Изд. АН СССР, М.—Л., 1962.
- Благовещенский А. В. Эволюция белковых комплексов семян и эволюция цветковых растений. Известия АН СССР, сер. биол., 6, 1962.

- Гофман Ю. Я. Исследование растительных белков электрофорезом на бумаге. Труды по химии природных соединений I. Кишиневский гос. ун-т, 1958.
- Гофман Ю. Я., Вайнтрауд И. А. О применении электрофореза на бумаге для проверки однородности белков семян. Биохимия 25, 6, 1960.
- Грабар П. Иммуно-электрофоретический анализ белков человеческой сыворотки. Биохимия, 22, 1—2, 1957.
- Гусев А. И. и Цветков В. С. К технике постановки реакции микро-преципитации в агаре. Лабор. дело, 2, 1961.
- Зильбер Л. А., Абелев Г. И., Авенирова З. А., Энгельгарт Н. В. и Байдакова З. Л. О различиях антигенной структуры цитоплазматических гранул печени и гепатомы мышей. Доклады АН СССР, 124, 4, 1959.
- Клименко В. Г. и Березовиков А. Д. Превращение белков и небелковых азотосодержащих веществ при созревании семян кормовых бобов (*Vicia Faba* L.). Биохимия 28, 2, 1963.
- Клоз И. Белковые признаки растений, их качественный анализ и количественное определение степени их структурной подобности при помощи серологических методов. Физиол. раст., 9, 4, 1962.
- Козо-Полянский В. М. Значение различных методов в систематике растений, преимущественно *Anthophyta*. Пробл. бот., 1, 1950.
- Кретович В. Л., Бундель А. А., Мелик-Саркисян С. С. О так называемых запасных белках семян. Биохимия, 19, 1954.
- Кудряшов Б. А., Андреев Г. В., Кукулькина В. Г. Электрофоретические свойства некоторых белковых компонентов свертывания крови. Докл. АН СССР, 124, 2, 1959.
- Потапов М. И. О филогенезе групповых антигенов человека. Журн. общ. биол., 23, 6, 1962.
- Розанова М. А. Экспериментальные основы систематики растений. Изд. АН СССР, М.—Л. 1946.
- Стэкмен Э. и Харрар Дж. Основы патологии растений. Изд. иностр. лит., М., 1959.
- Федотова Т. И. Применение упрощенных серологических реакций в определении устойчивости сортов к заболеваниям. Вестник защиты растений, 1, 1939а.
- Федотова Т. И. и Касперович З. С. Ускоренный метод определения бактериальной зараженности семян с.-х. растений. Вестник защиты растений, 1, 1939б.
- Федотова Т. И. Иммунологические свойства белков у пшениц различных видов и сортов в связи с поражаемостью их ржавчиной (*Puccinia tritricana*). Вестник защиты растений, 4, 1940.
- Федотова Т. И. Значение отдельных белков семени в проявлении устойчивости растений к заболеваниям. Сб. трудов Всес. ин-та защиты растений, 1, 1948а.
- Федотова Т. И. Оценка сортов на устойчивость к заболеваниям по семенам лабораторным методом (серологическим). Сб. трудов Всес. ин-та защиты растений, 1, 1948б.
- Хавкин Ю. А. Методика объективного учета реакции преципитации в агаре. Лабор. дело, 2, 1961.
- Шурыгин А. Я. К методике электрофореза на агар-агаре. Сб. научн. работ Киргизского н.-и. ин-та туберкулеза, 1, Фрунзе, 1961.
- Alexnat W. Sero-diagnostische Untersuchungen über die Verwandtschaftsverhältnisse innerhalb der Sympetalen. Bot. Arch., 1, 3, 1922.
- Ankermann Fr. Die Phylogenie der Monokotylen. Bot. Arch., 19, 1927.
- Gell P. G. H., Wright S. T. C., Hawkes J. G. Immunological Methods in Plant Taxonomy. Nature, 177, 4508, 1956.

- Gell P. G. H., Wright S. T. C., Hawkes J. G. The application of immunological methods to the taxonomy of species within the genus *Solanum*. *Proceed. Roy. Soc.*, 151, 944, Ser. B., 1960.
- Gilg E. und Schürhoff P. N. Die Serodiagnostik in der botanischen Verwandtschaftsforschung. *Bot. Jahrb.* 60, 1926.
- Grabar P. et Williams C. Méthode immuno-électrophorétique d'analyse de mélanges de substances antigeniques. *Biochim. Biophys. Acta*, 17, 1955.
- Grabar P. Etudes immunochimiques sur le bière European Brewery Convention. 1957.
- Guttmann F. Sero-diagnostische Untersuchungen über die Verwandtschaftsverhältnisse der Archegoniaten. *Bot. Arch.*, 6, 1924.
- Hall O. Immuno-electrophoretic analyses of allopolyploid ryewheat and its parental species. *Hereditas*, 45, 1959.
- Hoeffgen Fr. Sero-diagnostische Untersuchungen über die Verwandtschaftsverhältnisse innerhalb des Columniferen-Astes Dicotylen. *Bot. Arch.*, 1, 2, 1922.
- Huhn K. Über die Verwertbarkeit der Serodiagnostik in der Botanik, erläutert an den Sympetalen. *Cohns Beitr. z. Biol. d. Pfl.* 15, 1927.
- Kirstein K. Sero-diagnostische Untersuchungen über die Verwandtschaften innerhalb der Pflanzengruppe der Gymnospermae. *Bot. Arch.*, 2, 2, 1922.
- Kloz J. The Quantitative Ring (Layering) Precipitation Reaction. *Folia biol.*, 6, 4, 1960.
- Kohz K. Sero-diagnostische Untersuchungen über die Verwandtschaften innerhalb des Rosales-Astes der Dikotylen. *Bot. Arch.*, 3, 1, 1923.
- Lange L. Sero-diagnostische Untersuchungen über die Verwandtschaften innerhalb der Pflanzengruppen der Ranales. *Bot. Arch.*, 5, 1924.
- Malligson F. Sero-diagnostische Untersuchungen über die Verwandtschaften innerhalb des Centrospermen-Astes des Pflanzenreichs. *Bot. Arch.*, 1, 1, 1922.
- Maška Jaromír. Naše zkušenosti s mikromodifikací imunoelektroforézy. *Cs. epidemiol., mikrobiol., imunol.*, 6, 1958.
- Mez C. Die Bedeutung der Serodiagnostik für die stammesgeschichtliche Forschung. *Bot. Arch.*, 16, 1, 1926a.
- Mez C. Die Theorien der Phylogenetik. *Bot. Arch.*, 16, 1926b.
- Mielinski K. Ueber die Phylogenie der Bryophyten mit besonderer Berücksichtigung der Hepaticae. *Bot. Arch.*, 16, 1, 1926.
- Mischke W. Sero-diagnostische Untersuchungen über strittige Verwandtschaftsverhältnisse innerhalb der Gymnospermen und über den Anschluss von Ceratophyllum. *Bot. Arch.*, 11, 1925.
- Neuhoff W. und Ziegenspeck, H. Morphologisch-serologische Bearbeitung des Systems der Basidiomyceten. *Bot. Arch.*, 16, 1926.
- Ottensouper F. Serologische Differenzierung von Hefen. *Bot. Arch.*, 17, 1927.
- Ouchterlony Ö. Diffusion—In—Gel Methods for Immunological Analysis II. *Progress in Allergy*, VI, Basel., 1962.
- Reuter K. Die Phylogenie der Parietales. *Bot. Arch.*, 16, 1926.
- Saltzman B. Ergänzende sero-diagnostische Untersuchungen. *Bot. Arch.*, 8, 1924.
- Steinecke F. Der Stammbaum der Algen nach sero-diagnostischen Untersuchungen dargestellt. *Bot. Arch.*, 10, 1925.
- Vaga A. *Taimesüstemaatika alused*. Tartu, 1945.
- Worseck E. Sero-diagnostische Untersuchungen über die Verwandtschaftsverhältnisse der Monocotyledonen. *Bot. Arch.*, 2, 4, 1922.
- Wunderly Ch. Die Immunelektrophorese in Agar-Gel. Methode und Ergebnisse. *Experimentia*, 13, 11, 1957.
- Zarnack H. G. Untersuchungen über die Brauchbarkeit der Serodiagnostik

für die botanische Verwandtschaftsforschung erläutert an der Reihe der Ranales. Cohns Beitr. z. Biol. d. Pfl. 15, 1927.

Ziegenspeck H. Die Stelärtheorie und der serologische Stammbaum. Bot. Arch. 10, 1925.

Ziegenspeck H. Kritisches und Strittiges. Eine experimentelle Antwort auf R. Wettstein: Die Bedeutung der serodiagnostischen Methode für die phylogenetische Forschung. Bot. Arch., 16, 1926.

Ziegenspeck H. Die systematische Bedeutung der Haploid-Generationen verglichen mit den Ergebnissen der Sero-Diagnostik. Bot. Arch., 17, 1927.

РЕЗОЛЮЦИЯ ВТОРОЙ РЕСПУБЛИКАНСКОЙ КОНФЕРЕНЦИИ ПО ФИЗИОЛОГИИ И ГЕНЕТИКЕ РАСТЕНИЙ

С 9 по 12 сентября 1963 года в гор. Тарту Эстонской ССР состоялась II Республиканская конференция по физиологии и генетике растений, которая была посвящена 100-летию основания кафедры физиологии растений в Тартуском университете. В работе конференции приняли участие около 200 ученых и специалистов из Тартуского, Ленинградского, Киевского, Латвийского, Днепропетровского государственных университетов, Эстонской и Украинской сельскохозяйственных академий, Краснодарского государственного педагогического института и 13 научно-исследовательских институтов и учреждений: Института экспериментальной биологии, Института физики и астрономии, Таллинского Ботанического сада, Института зоологии и ботаники АН ЭССР, Эстонского научно-исследовательского института земледелия и мелиорации, Института физиологии растений им. К. А. Тимирязева, Ботанического института им. В. Л. Комарова, Всесоюзного научно-исследовательского института кормов, Института цитологии, Института биологии Башкирского гос. университета, Института биологии Карельского филиала АН СССР, Северо-Кавказского научно-исследовательского института садоводства и виноградарства, Института биологии АН Латв. ССР. На пленарном и секционных заседаниях всего было заслушано 94 доклада.

Конференция, заслушав и обсудив представленные доклады, с удовлетворением констатировала, что в Эстонской ССР происходит быстрое развитие исследований по физиологии и генетике растений.

Конференция отмечает ценность исследований, проводимых на кафедре физиологии растений Тартуского государственного университета по изучению сезонного ритма развития древесных растений, особенно плодо-ягодных культур, в связи со специфической периода покоя, зимостойкостью и плодоношением. С использованием биохимических и оптических методов проводится выяснение физиологических основ вызревания побегов у плодовых деревьев в зависимости от условий почвенного питания и светового режима. Начаты работы по изучению динамики содержания и метаболизма регуляторов роста в побегах плодовых

деревьев в годичном цикле развития. Результаты этих исследований способствуют выработке физиолого-биохимической теории периода покоя, которая послужит теоретической основой для разработки научно-обоснованной системы ухода за плодоягодными насаждениями, приемов повышения их зимостойкости и продуктивности.

Конференция одобряет намечаемое в республике широкое развитие комплексных исследований по фотосинтезу растений в посевах, в которых наряду с Институтом экспериментальной биологии примут участие кафедра физиологии растений ТГУ, Сектор физики атмосферы Института физики и астрономии, Эстонская сельскохозяйственная академия и Институт ботаники и зоологии АН ЭССР. Эти исследования с участием физиков-актинометристов позволят более полно выявить климатические ресурсы республики в отношении растениеводства и будут содействовать дальнейшей разработке теоретических основ повышения урожаев за счет лучшего использования солнечной радиации.

В области генетических исследований в республике важное место занимают работы по изучению методов направленного изменения наследственности растений, выяснению генетических и физиологических причин различной совместимости привоев и подвоев у плодовых деревьев. Развертываются работы по изучению биохимических основ наследственности. Конференция считает целесообразным дальнейшее углубление и расширение исследований в этих направлениях.

Отмечая интересные и важные для практики растениеводства работы по питанию растений, известкованию почв, применению минеральных удобрений, ведущиеся учеными Эстонской ССР, конференция считает желательным углубление этих исследований в направлении более глубокого познания участия минеральных элементов в обмене веществ и энергии в растительном организме с применением современных методов биохимии, биофизики и физиологии растений.

Конференция считает целесообразным создание проблемной лаборатории по биохимии растений при кафедре физиологии растений ТГУ, что будет способствовать как усилению работ по проблемам фотосинтеза и периода покоя растений, так и улучшению подготовки кадров по биохимии растений в республике.

Конференция считает необходимым восстановить на кафедре генетики и дарвинизма ТГУ подготовку кадров по специальности генетика и находит желательным, чтобы при кафедре была организована научно-исследовательская группа по изучению явления наследственности биохимическими методами,

Участники конференции обращаются к Ректору ТГУ с просьбой издать труды конференции.

ОГЛАВЛЕНИЕ

I. Период покоя и устойчивость растений

Генкель П. А., Окнина Е. З. Значение состояния покоя для роста и морозоустойчивости растений	5
Перк А. Я. О причинах и значении периода покоя у растений	16
Ряднова И. М. Покой плодовых деревьев и агромероприятия по управлению им	33
Гриненко В. В., Бютнер Е. Г., Бондарева Ю. С., Стеценко И. И. Об условиях формирования устойчивости яблони к неблагоприятным факторам	42
Окнина Е. З., Пустовойтова Т. Н. Физиология цветочных почек плодовых растений в состоянии покоя	51
Лебедева Т. А. Гистохимическое изучение цветочных почек абрикоса в связи с зимостойкостью	56
Барская Е. И. О вызревании древесины в связи с морозоустойчивостью некоторых древесно-кустарниковых пород	63
Турецкая Р. Х., Кефели В. И., Коф Э. М. Активность ауксинов и ингибиторов в укореняющихся черенках фасоли и ивы	75
Сарапуу Л., Вардя Т. Суточная динамика продуктов метаболизма флоридина в однолетних побегах у яблони в связи с подготовкой деревьев к покою	84
Зигангиров А. М. Особенности действия гиббереллина на различные по зимостойкости шиповники	94
Каск Л. О метаболизме органических кислот в красном клевере осенью	99
Барская Е. И. Сезонные изменения хлоропластов в корне деревьев	106
Пийр Р. О годичном цикле развития почек у древесных пород	116
Мийдла Х., Вардя Т. Влияние замораживания на превращения лигнина и его предшественников в однолетних побегах яблони	122
Брайон А. В. Сезонные изменения собственной флуоресценции растительных тканей	129
Шнюкова Е. И. Выцветание растворов пигментов различных по морозостойкости сортов груши	133
Ряхова Д. К. Особенности развития и зимостойкость озимого рыжика	142
Пустовойтова Т. Н., Окнина Е. З. Некоторые результаты по предпосевному закаливанию плодовых растений к засухе	149
Гриненко В. В. О значении водного режима в приспособительном метаболизме, устойчивости и продуктивности растения	155
Образцова В. И. Водообмен деревьев и кустарников в жестких условиях водного режима степной зоны Украины	164
Сергеев Л. И., Полякова Р. Б. Физиологические исследования влияния 2,4-Д на злаковые и другие высшие растения	174
Радиева Г. Е. Физиологические основы рационального использования гербицидов группы 2,4-Д	180

Барская Т. А., Вичурина Г. А. Влияние почвенных условий на заболевание картофеля ржавостью	187
Дроздов С. Н., Сычева З. Ф., Ильина И. В., Барская Т. А. К вопросу об устойчивости картофеля к заморозкам	195

II. Минеральное питание и рост растений

Ратнер Е. И., Смирнов А. М. Использование метода стерильной культуры изолированных корней для изучения усвоения растениями аминокислот	204
Ратнер Е. И., Доброхотова И. Н. Некоторые черты обмена витаминов и азотистых веществ у бобовых растений при автотрофном и симбиотрофном питании в связи с их продуктивностью	216
Корякина В. Ф. Влияние микроэлементов на ботанический состав лугового травостоя и на содержание белка в растениях	227
Косицын А. В. О некоторых особенностях внутриклеточного распределения цинка в листьях томатов при различной обеспеченности растений цинком	236
Парибок Т. А. Содержание фосфорных соединений при недостатке цинка и других микроэлементов у томатов	242
Карис Х. Э. О влиянии некоторых микроэлементов на ферментативные процессы в больном растении	249
Поргасаар В. О диагностике питания сеянцев сосны обыкновенной по данным химического анализа хвои	253
Фишере Дж. А. Влияние калия и бора на рост и развитие кормовых бобов в разных условиях освещения	262
Киви К. А. О влиянии некоторых микроэлементов на физиологические процессы в листьях красного клевера	268
Валиханова Г. Ж., Гречухина О. А. Рост растений и содержание пигментов в листьях при недостатке магния и при внесении его корневым и внекорневым путем	275
Пантелеев А. Н., Михалева Н. П. Влияние малооновой кислоты на дыхание и превращение органических кислот у бобовых растений	281
Чиркова Т. В. О роли листьев в снабжении корней аскорбиновой кислотой и в ее биосинтезе	290
Седенко Д. М., Зайцева М. Г. Отношение дыхания к ингибированию в зависимости от обеспеченности листьев пшеницы некоторыми метаболитами	294
Халлер Э. Зависимость роста, развития и урожайности растений от условий прорастания семян	302
Райг Х. Зависимость урожайности растений от условий питания во время прорастания семян	312
Тали В., Райг Х. О влиянии удобрений на аминокислотный состав люцерны	317
Вески Э. И. О динамике усвоения гвоздикой калия из питательного раствора при ее выращивании в гидрокультуре	322
Кремнина А. Н. Корневые выделения кукурузы и их использование соей в процессе транспирации	326
Вийлеберг Л. И. Зависимость микробиологической активности почв культурных пастбищ от длительности их использования	332
Рыис О. О распространении некоторых свободноживущих азотфиксирующих бактерий в профиле почв различной степени окультуренности	338
Каарли Л. О развитии почвенных микроорганизмов в условиях низких температур	348

Клаар Я., Каазик Р. Выживаемость клеток <i>L. plantarum</i> при лиофилизации и хранении при различных температурах	357
Клаар Я. Факторы, влияющие на размножение и сохранность клеток <i>L. plantarum</i> и <i>L. acidophilum</i>	357

III. Фотосинтез

Лебедев С. И., Литвиненко Л. Г. О биосинтезе хлорофилла у высших растений	376
Гречухина О. А., Безшкурная Ю. Г., Валиханова Г. Ж. Влияние внекорневой и корневой подкормки азотом на содержание пигментов в листьях растений	387
Гончарик М. Н. Особенности оттока ассимилятов у растений картофеля	394
Молотковский Ю. Г., Морякова В. Ф. Примеры индуцированного синтеза белка в растениях	401
Сакало Н. Д. Влияние интенсивности освещения на пигментную систему и образование полифосфатных нуклеотидов у растений кукурузы	409
Сиренко Л. А. О прочности связи хлорофилла с белком у некоторых сине-зеленых водорослей	420
Ларин А. П. О фотосинтетическом использовании солнечной радиации сельскохозяйственными культурами	426

IV. Генетика и селекция растений

Остапенко Д. И. Физиологические и биохимические особенности формирования урожая у гетерозисных гибридов кукурузы	435
Михайлов О. Ф., Микк Х. Т. Биологические и генетические особенности семенных поколений растений-новообразований подсолнечника	445
Павел Ю. Г. О специфическом направлении наследственности	457
Фадеева Т. С., Лобашев М. Е. Особенности развития признаков у экспериментально полученных полиплоидов	464
Кириллова Г. А. Получение мутаций у томатов путем использования индуцированных соматических мутаций у гаплоида	473
Орав Т. А. О влиянии внешних условий на поздний этап процессов мутагенеза	481
Михельсон В. М. Цитогенетические эффекты кислородного последствия при облучении проростков бобов рентгеновыми лучами	489
Каллак Х. О некоторых гистохимических изменениях в процессе регенерации растений	497
Белокозь И. П. Разнокачественность растительных организмов	502
Павел Ю. Г., Ярвекюльг Л. Я. О хроматографической характеристике некоторых индуцированных колхицином изменений в проростках ячменя	510
Озол А. М., Петерсон Э. К. Направленное изменение эколого-физиологических свойств интродуцированных в Советской Латвии древесных растений	514
Прийлини О. Я. Изменение наследственных свойств кукурузы в новых условиях выращивания при свободном межсортовом переопылении	525
Маурина Х. А. Влияние окислителей и восстановителей на некоторые физиологические процессы у кукурузы	531
Аллес П. Влияние биостимуляторов на прорастание пыльцевых зерен красного клевера	541
Маурина Х. А. М. Зависимость качества пыльцы древесных экзотов от условий ее формирования в Латвийской ССР	549
Кальман А. Использование метода циклических скрещиваний в селекции картофеля	559

Эслон Ю. Работа по сортоизучению и селекции косточковых плодовых культур на Экспериментальной базе Полли Эстонского научно-исследовательского института земледелия и мелиорации	571
Сарапуу Э. Формирование урожая у наиболее распространенных в Эстонской ССР сортов крыжовника	577
Сыгел К. О срастаемости и совместимости подвоя и привоя у яблони	583
Мооритс Х. О динамике содержания полифенолов в листьях яблони на различных подвоях	592
Таранова Е. А. Роль пыльцы в доминировании отцовской наследственности у гибридных сеянцев яблони	598
Кристкалне С. Х. Некоторые эколого-физиологические особенности люцерны в условиях Латвийской ССР	606
Вески В. И. Об активности некоторых окислительных ферментов в различных подвоях роз	613
Иссако Л. Я. Наследственно устойчивые изменения в потомстве брюссельской капусты, возникшие в результате ее прививки на краснокочанную капусту	617
Михайлов О. Ф., Микк Х. Т. Методика прививки дополнительного эндосперма проросткам кукурузы	624
Ару Л. Х. О методе серологического анализа высших растений	634
Резолюция Второй Республиканской конференции по физиологии и генетике растений	639

ТРУДЫ ПО ФИЗИОЛОГИИ И БИОХИМИИ РАСТЕНИЙ

II

На русском языке

Тартуский государственный университет
ЭССР, г. Тарту, ул. Юликооли, 18

Ответственный редактор А. Я. Перк
Корректор А. Б. Правдин

Сдано в набор 4/VI 1965 г. Подписано к печати 6/IV 1966 г. Бумага фабрики «Кохила». 60 × 90 1/16. Печ. листов 40,25 + 4 вклейки. Учетн.-издат. листов 40,47. Тираж 500 экз. Заказ № 4752. МВ-03626.

Типография им. Ханса Хейдеманна, ЭССР, г. Тарту, ул. Юликооли, 17/19. II

Цена 2 руб. 80 коп.

2—8